HUGO DE VRIES
OPERA
E PERIODICIS COLLATA

VOL. I

HUGO DE VRIES OPERA E PERIODICIS COLLATA

Hugo de Vries.

HUGO DE VRIES
OPERA
E PERIODICIS COLLATA

VOL. I

UTRECHT — A. OOSTHOEK — MCMXVIII.

Boek- en Kunstdrukkerij VONK & Co. te Zeist.

VOORBERICHT.

Bij gelegenheid van zijn 70sten verjaardag hebben een aantal vrienden en vereerders van Hugo de Vries besloten een gezamenlijke uitgave van zijn wetenschappelijke werken tot stand te brengen. Deze uitgave wordt hierbij aan het publiek aangeboden onder vermelding, dat alleen opgenomen werden die verhandelingen van de Vries, die niet afzonderlijk in den handel verkrijgbaar zijn; de eenige uitzonderingen daarop zijn: de dissertatie, „die mechanischen Ursachen der Zellstreckung" en „Intracellulare Pangenesis", die hier opgenomen werden niettegenstaande zij afzonderlijk verschenen zijn.

De verhandelingen zijn in dezelfde taal gedrukt, waarin zij oorspronkelijk verschenen; daarbij is ook de toen geldende spelling gevolgd. Wanneer een zelfde stuk te gelijker tijd in twee talen het licht zag, is slechts een van deze twee opgenomen.

De verhandelingen werden gerangschikt naar de behandelde onderwerpen en in elke rubriek telkens in chronologische volgorde geplaatst.

Een uitgave van de populaire geschriften, die als vervolg op dit werk zal verschijnen, is in voorbereiding.

INHOUD VAN DEEL I.

DE INVLOED DER TEMPERATUUR OP DE LEVENSVERSCHIJNSELEN DER PLANTEN.

Dich im Unendlichen zu finden,
Musst unterscheiden und dann verbinden.
GOETHE.

Aufgabe der Physiologie ist es, die Erscheinungen des Lebens auf bekannte physikalische und chemische Gesetze zurück zu führen.
UNGER.

VOORBERICHT.

In 1868 schreef de Faculteit van Wis- en Natuurkunde aan de Hoogeschool te Groningen de prijsvraag uit:

Quid notum est de actione caloris in plantarum radices?

Aan de verhandeling, die ik ter beantwoording inzond, viel de onderscheiding te beurt, met de gouden medaille bekroond te worden.

Zij ziet thans, geheel omgewerkt, het licht. Daar ik de beginselen, in de beide motto's uitgedrukt, aan deze bewerking ten grondslag wenschte te leggen, heb ik gemeend aan den eenen kant mijne verhandeling te moeten uitbreiden, door den invloed der warmte niet alleen op de wortels maar op de geheele plant na te gaan, maar haar aan den anderen kant tot de levensverschijnselen te kunnen beperken; hierdoor zijn twee afdeelingen, die over den dood der planten tengevolge van werkingen der warmte handelden, vervallen.

In plaats van, naar de veelal gevolgde gewoonte, de nieuwe onderzoekingen in een afzonderlijk hoofdstuk samen te vatten, heb ik mijne eigene proeven, omdat zij of tot kritiek van de resultaten van anderen, of tot het aanvullen van leemten dienen, hier en daar ingelascht, naarmate het verband dit medebracht. In het laatste hoofdstuk, waar de algemeene uitkomsten behandeld worden, zijn de plaatsen, waar die proeven voorkomen, aangeduid.

INHOUD.

I. TEMPERATUUR DER PLANTEN.

§ 1.

Temperatuur [1] *der planten.*

Een eerste vereischte bij de onderzoekingen omtrent den invloed der temperatuur op de levensverschijnselen der planten is, dat men de temperatuur der onderzochte planten kent. Het is dus noodig, vóórdat men tot het onderzoek zelf overgaat, de verschillende methoden na te gaan, volgens welke deze temperatuur bepaald kan worden. Deze methoden zijn van tweeërlei aard; ten eerste kan de temperatuur van een plantendeel rechtstreeks afgelezen worden, als de bol van een thermometer, of de spits eener thermo-electrische naald er in gebracht is, en ten tweede kan de gezochte temperatuur door middel van die der omgeving bepaald worden. Van de uit te voeren onderzoeking hangt de keus der methode af. De temperatuur van massieve plantendeelen moet bijna altijd door daarin aangebrachte thermometers bepaald worden; thermo-electrische naalden worden tot het aantoonen van kleine temperatuursverschillen tusschen deelen van betrekkelijk geringen omvang aangewend. De tweede methode is bij de meeste proeven de gebruikelijke, en verdient ook uit een praktisch oogpunt de voorkeur, omdat zij de bepaling der temperatuur van meerdere organen of planten door één enkele aflezing toelaat. Daarbij wordt de temperatuur der omgeving afgelezen, en daaraan die der plant gelijk gesteld. Het is dus in de eerste plaats noodig, de oorzaken na te gaan, die een verschil tusschen de temperatuur der plant en die van hare omgeving bewerken kunnen, en daaruit de bij deze methode vereischte voorzorgen afleiden. Deze oorzaken zijn: slechte warmte-geleiding, uitstraling en absorptie, warmte-verbruik bij verdamping, warmte-voortbrenging bij physische en chemische processen.

Omtrent de warmtegeleiding in hout zijn onderzoekingen gedaan door Tyndall [2] en Knoblauch [3].

Tyndall liet van 45 verschillende houtsoorten cubische stukken van gelijke grootte vervaardigen. Een der assen van den cubus was

---

1) *De temperatuur zal steeds in Celsius-graden worden opgegeven.*

2) Tyndall, < Philos. Magaz. 4e ser. V. 1853. p. 138.

3) Knoblauch, < Pogg. Ann. 105. 1858. p. 623—628.

evenwijdig met de vezels, de tweede loodrecht daarop en evenwijdig met de jaarringen en de derde loodrecht op de richting van beiden, waartoe de stukken zoo ver mogelijk van het merg af gekozen waren. In alle drie deze richtingen werd de snelheid van geleiding volgens een methode onderzocht, die voor alle soorten dezelfde was en dus volkomen vergelijkbare resultaten gaf. In de richting van de met vezels evenwijdige as was de snelheid de grootste, en in die van de derde as het kleinste. Getallenwaarden worden niet opgegeven.

Knoblauch onderzocht de geleidingssnelheid in met de vezels evenwijdige richting en loodrecht daarop, en vond haar even als Tyndall, in de eerste richting grooter dan in de laatste 1). Bij compact hout was dit verschil kleiner (b. v. Acacia 1,25: 1.) dan bij week (b. v. Populier 1,80: 1.).

De absolute geleidings-coëfficient van droog hout is, met betrekking tot die van andere vaste lichamen zeer klein, en die van levend hout is door de aanwezigheid van imbibitie-water nog geringer. Dientengevolge blijven dikke boomstammen bij de luchttemperatuur steeds achter, wanneer deze verandert. Hun temperatuur is lager dan die der lucht als deze warmer wordt, bereikt eerst eenigen tijd na deze haar maximum, en is bij dalende luchttemperatuur weer hooger 2). Het verschil zal des te grooter zijn, naarmate de temperatuursverandering der lucht sneller, en de geleidingscoëfficient van het hout kleiner is, en naarmate men een meer naar het midden gelegen gedeelte, of het midden van een dikker stam onderzoekt. In onze streken, waar de luchttemperatuur steeds verandert, geldt algemeen de uitspraak van Rameaux 3) „Un arbre n'a pas une température, il en a d'innombrables".

Daar de temperatuur van den grond op eenige diepte steeds van die der lucht verschilt, is er nog een andere reden van verschil tusschen de temperatuur der lucht en die van den stam. Is de lucht warmer dan de grond, dan zal de warmte van den stam naar den

---

1) Hetzelfde bevonden ook De la Rive en A. De Candolle. < Pogg. Ann. 14. 1828. p. 590.

2) Becquerel, < Compt. Rend. 47; 48; < Mém. de l'Inst. 32. 1864. Rameaux, < Ann. sc. nat. 19. 1843, p. 5. Krutzsch, < Chemischer Ackersman 1858. p. 151 (geëxc. in Peters, Jahresbericht I. p. 142); Dezelfde, < Tharander Jahrb. X. 2. F. III (gecit. d. Sachs, Handb. d. Experim. Physiol. p. 50), waar de oudere literatuur opgegeven is.

NB. In die gevallen, waarin ik de oorspronkelijke bronnen niet heb kunnen raadplegen, is altijd opgegeven, aan welk ander werk ik het vermelde citaat ontleend heb.

3) Rameaux l. c. p. 29.

wortel geleid worden, en de eerste dus kouder, de laatste warmer zijn dan zijn omgeving. Het omgekeerde zal het geval zijn als de lucht kouder is dan de grond.

Behalve de warmtegeleiding is er, zoolang de bladen water verdampen, nog een andere reden, waardoor wortel en stam dezelfde temperatuur trachten aan te nemen. Het is het opstijgende water, dat de temperatuur, die het in den wortel bezat, aan den stam tracht mede te deelen; dit zal in den zomer dus een verlaging van de temperatuur van den stam tengevolge hebben. Deze verkoeling van den stam wordt echter daardoor eenigszins gematigd, dat de beweging van het water een ontstaan van warmte ten gevolge heeft, evenals dit in het algemeen bij verschijnselen van imbibitie en osmose waargenomen wordt [1]). De volgende proef van Rameaux [2]) bewijst den invloed van het opstijgende water ten volle:

In twee even groote Populieren, die dicht naast elkander stonden en door de zon steeds gelijkelijk beschenen werden, werden thermometers op eenigen afstand van den beganen grond in boorgaten aan de schaduwzijde bevestigd. Gedurende geruimen tijd hielden de thermometers gelijken gang. Toen echter een der beide boomen gedood was door invoering van geconcentreerd zwavelzuur in boorgaten dicht boven den grond, stond de thermometer in dezen over dag voortdurend hooger dan in den levenden; soms bedroeg het verschil 8—10°. Na eenigen tijd werd de levende boom van zijn bladen beroofd en zoo het opstijgen van het water uiterst gering gemaakt, waana de temperatuur in beiden gelijk werd en dit zoolang de waarnemingen voortgezet werden, bleef. Tevens bewijst deze proef dat de verschillen, door andere onderzoekers in de temperatuur van levende en doode boomen gevonden, geheel door den vochtstroom veroorzaakt worden.

De onderzoekingen van Göppert [3]) leeren, dat ook in andere weefsels dan hout (b. v. in den bol van Narcissus, den wortelstok van Cicuta), de temperatuur slechts langzaam gelijk wordt aan die der lucht, als de onderzochte stukken eenigzins groot zijn; en dat dus ook in deze geleidingssnelheid zeer gering is. Iets naders hieromtrent leeren zij niet, daar zij met een ander doel genomen zijn.

Uitstraling en absorptie van warmtestralen moeten een invloed op de temperatuur der planten hebben. Een thermometer, waarvan de bol door een met roet bedekten cilinder omgeven is, staat in heldere nachten steeds lager dan een gewone thermometer dicht bij den

1) Schumacher, Die Diffusion 1861. p. 65.
2) Rameaux l. c. p. 23.
3) Göppert, Wärme-Entwickelung 1830. p. 168.

eerste. Als hij door de zon beschenen wordt, terwijl de andere in de schaduw hangt, staat hij vele graden hooger. De uitstraling naar de ledige ruimte verkoelt hem onder de temperatuur der lucht, de absorptie van zonnestralen verwarmt hem daarboven. Hetzelfde geldt van de planten: In nachten, waarin de luchttemperatuur + 1 — + 3° was, heeft men niet zelden een doodvriezen van bladen waargenomen [1]), waardoor dus een verkoeling door uitstraling bewezen wordt. Boussingault [2]) nam waar, dat het gras in heldere nachten 7—8° kouder kon zijn dan de luchtlaag onmiddelijk er boven. Nadere onderzoekingen hierover ontbreken echter.

Bij de absorptie van lichtstralen door groene plantendeelen komt nog in aanmerking, dat een gedeelte dezer stralen bij de assimilatie verbruikt wordt, en dus niet tot verhooging van de temperatuur van het plantendeel bijdraagt.

De temperatuursverlaging, die planten ten gevolge der verdamping ondergaan, zou uit de hoeveelheid van het verdampte water, het gewicht der plant en de bekende waarde van de latente warmte van waterdamp berekend kunnen worden, als de specifieke warmte van plantenweefsels en de warmtegeleiding in deze bekend was. Daar aan deze voorwaarden niet voldaan is, en rechtstreeksche proeven over dit onderwerp ontbreken, is de invloed van de verdamping op de temperatuur der planten nog geheel onbekend.

Bij alle verschijnselen van imbibitie of osmose en alle bij de stofwisseling plaats vindende chemische veranderingen, worden spankrachten in warmte omgezet. Deze warmte kan in de planten worden waargenomen, als de overige in het begin besproken invloeden geëlimineerd zijn. Het is echter voor-alsnog onmogelijk de verschillende oorzaken te bestudeeren, behalve in enkele gevallen, b. v. de warmte-ontwikkeling bij het ontkiemen van zaden of bij het bloeien van vele bloemen, waar de, bij het oxydatie-proces ontstane warmte, die, welke door imbibitie of osmose ontstaan kan, vele malen overtreft en een belangrijke temperatuursverhooging bewerkt. In deze gevallen kan de eigene warmte, dat is het temperatuursverschil tusschen de plant en de omgeving, verscheidene graden bedragen. Terwijl deze punten door vele waarnemers onderzocht zijn, is de eigene warmte, die ook in andere deelen wordt waargenomen en die voor het tegenwoordig doel alleen van belang is, minder dikwijls nagegaan. Zij werd ontdekt door Dutrochet [3]), die tot hare bepaling het gebruik van de thermo-electrische naald

1) Zie o. a. A. Braun, < Bot. Ztg. 1861. p. 263.
2) Boussingault, Landwirthschaft 11. p. 400.
3) Dutrochet, < Ann. d. sc. nat. 1839. II. p. 77.

invoerde. Door vergelijking van twee gelijke plantendeelen, waarvan het eene door dompeling in water van 50° gedood was en die beiden onder gelijke omstandigheden in een met waterdamp verzadigde ruimte stonden, vond hij een temperatuursverschil ten voordeele der levende plant van meestal 1/6 — 1/10 °, hoogstens van 1/4 °. Deze eigene warmte werd alleen in krachtig fungeerende deelen waargenomen, dus b. v. niet in houtige takken of tusschen de reeds gevormde bloembladen van een bloemknop.

Uit het bovenstaande blijkt genoegzaam, dat het tot nu toe onmogelijk is, de temperatuur van een in het vrije groeiende, of door de zon beschenen plant uit de temperatuur der omgeving af te leiden 1). Bij proeven, waar de temperatuur der omgeving voor die der plant genomen wordt, tracht men dus den invloed der stralende warmte en de verdamping te elimineeren, en een temperatuursverschil door slechte warmtegeleiding op te heffen door langzame veranderingen van de temperatuur der omgeving, of door langer verblijf in een omgeving van constante temperatuur. Waar de aard der proeven de verdamping of het beschijnen door de zon eischt, kunnen tegenwoordig nog slechts vergelijkende proeven genomen worden, waarbij men zooveel mogelijk behoort zorg te dragen, dat de door deze beide bewerkte fout voor alle proeven eener reeks dezelfde is.

De invloed der eigene warmte is in verreweg de meeste gevallen zoo klein, dat zij verwaarloosd kan worden.

II. TEMPERATUURGRENZEN VAN HET PLANTENLEVEN.

§ 2.

Hoogste grens.

Men heeft gemeend uit de stollingstemperatuur van eiwit de temperatuurgrens van het plantenleven te kunnen afleiden en het is zeker, dat een plant gedood zal worden door een temperatuur, waarbij het eiwit harer cellen stolt. Tegen de conclusie zijn echter drie bezwaren in te brengen: 1e kent men de stollingstemperaturen der verschillende eiwitachtige stoffen onder verschillende omstan-

1) Om deze en andere door Sachs o. a. Handbuch p. 69 aangegeven redenen, kan in deze verhandeling van de talrijke phaenologische waarnemingen en de daarop gebaseerde theorien (Boussingault, Quetelet, A. de Candolle, Linsser) geen gebruik gemaakt worden.

digheden slechts zeer onvolledig 1), 2e kent men noch de concentratie van het eiwit der plantencellen, noch de hoeveelheden zout of zuur die er mede gepaard voorkomen, 3e is het onbekend, of beneden het stollingspunt van het eiwit gelegen temperaturen niet een doodende verandering der cellen kunnen veroorzaken 2). Men is dus geheel tot een empirisch-physiologisch onderzoek beperkt, en kan zelfs, nu afloop hiervan, de waargenomen verschijnselen niet verklaren.

Dit onderzoek is het meest volledig door Sachs 3) ingesteld. Hij bracht in potten groeiende planten in een verwarmingstoestel 4), verwarmde de lucht tot een bepaalden graad, hield dan de temperatuur eenigen tijd constant, waarna zij, hetzij in den toestel, hetzij daarbuiten tot die van het vertrek afdaalde. In een tweede reeks van

---

1) Volgens onderzoekingen van Panum (<Archiv für pathol. Anatomie. IV. 1852. p. 441—444.) verandert de aanwezige hoeveelheid zout, bij gelijk zuurgehalte, de stollingstemperatuur eener eiwitoplossing. Zijn voornaamste proeven waren deze: 100 volumina eener zure eiwitoplossing werden met een zeker aantal volumina van bijna geconcentreerde zoutoplossingen vermengd, en daarna langzaam verwarmd. In de volgende tabel geeft de eerste kolom de eiwitoplossing, de tweede het tot oplossing gebruikte zuur, de derde het toegevoegde zout aan. In de volgende kolommen geeft het eerste van de beide door — gescheiden getallen de temperatuur, waarbij de oplossing troebel werd, het tweede die waarbij het eiwit zich in vlokken afscheidde, als 1, 2, 4, 6 enz. volumina zout aan 100 volumina der zure oplossing waren toegevoegd.

Eiwit-oplossing.	Gebruikt zuur.	Toegevoegd zout.	Volumina geconc. zoutopl. op 100 vol. d. eiwitopl.								
			1	2	4	6	8	10	16	20	100
Serum-albumin.	Azijnzuur.	$MgSO_4$.							32—55		19—32
„	„	$(C_2H_3O)NaO$.								38—55	19—
„	Phorphorz.	Na Cl.	helder bij 100			50—	27--	19—			
Serum-casein.	„	Na Cl.		—80	40—75		30—66		17—60		30—72

2) Gelijk in het volgende blijken zal, ligt de doodende temperatuur in den regel des te lager, naarmate het watergehalte der cellen grooter is. Daar nu de stollingstemperatuur van eiwit des te hooger ligt, naarmate het eiwit in meer water is opgelost (Lehmann, Lehrb. d. physiol. Chemie 1852. I. p. 311.), pleit dit vooralsnog tegen de veronderstelling dat de stolling van het eiwit de oorzaak van den dood bij hooge temperaturen is; ten minste is het niet geoorloofd aan de afhankelijkheid van beide verschijnselen van het watergehalte een argument voor hun oorzakelijk verband te ontleenen, zoo als dit somwijlen geschied is.

3) Sachs, Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation, <Flora 1864. p. 5.

4) Zie de teekening en beschrijving hiervan in Sachs, Handbuch p. 64.

proeven dompelde hij de te onderzoeken planten gedurende eenigen tijd in water van constante temperatuur. In de volgende tabel voeg ik zijne proeven der eerste reeks met voorbijgang aller bijzonderheden bijeen:

SOORTEN	TEMPERATUUR der lucht	TEMPERATUUR der aarde	Duur der constante temperatuur	GEVOLGEN
Nicotiana rustica. 1e ex.	44—45°	44,5°	30 minuten.	Geen storing.
„ „ 2e „	45		60 „	„ „
„ „ 3e „	45—47	43,5	40 „	„ „
„ „ 4e „	50—51,5		15 „	„ „
„ „ 5e „	51—52	49	11 „	Na 6 dag. oudere bladen dood, jongere later.
Zea Mais. 1e ex.	47—48	32,5	15 „	Geen storing.
„ „ 2e „	49—50	41,2	30 „	Na 3 dagen dood.
„ „ 3e „	50—51,5	40	10 „	„ 4 „ „
„ „ 4e „	52	31,5	15 „	„ 7 „ „
Cucurbita Pepo. 1e ex.	48—48,5	44	20 „	Geen storing.
„ „ 2e „	50—51	44,5	25 „	„ „
Tropaecolum majus. 1e ex.	45		30 „	„ „
„ „ 2e „	50		10 „	„ „
Brassica Napus. 1e ex.	49—49,5	36,5	20 „	„ „
„ „ 2e „	50—51	40,5	10 „	Na 4 dagen dood.

De proeven der tweede reeks waren de volgende:

SOORTEN	Temperatuur van het water	Duur der verwarming	GEVOLGEN
Nicotiana rustica (groene deelen)	58—50°	10 minuten.	Na 4 dagen dood.
Zea Mais.	48,5—49,5	10 „	„ 6 „ „
Cucurbita Pepo.	50—51	10 „	„ 3 „ „
Tropaeolum majus.	48,5—50	10 „	„ 5 „ „
Brassica Napus.	48,5—49,5	10 „	„ 4 „ „
Ceratophyllum demersum.	45	10 „	Geen storing.
„ „	49—50,5	10 „	Na 7 dagen dood.
Vallisneria spiralis.	44—46	10 „	„ 24 „ „
„ „	49—50	10 „	„ 24 „ „
Phaseolus vulgeris (pl. met wortels).	45—46	10 „	Geen storing.
„ „	50	10 „	Na 2 dagen dood.

Verder met afgesneden bebladerde takken:

SOORTEN	In water van 45—46° (10 minuten)	In water van 50° (10 minuten)
Papaver somniferum.	Geen storing.	Na 2 dagen dood.
Tanacetum vulgare.	„ „	„ 2 „ „
Cannabis sativa.	„ „	„ 2 „ „
Solanum tuberosum.	„ „	„ 2 „ „
Lupinus polyphyllus.	„ „	„ 2 „ „
Allium Cepa.	„ „	„ 2 „ „
Morus alba.	„ „	„ 6 „ „

Behalve Angiospermen onderzocht Sachs nog Chara en Cladophora. Chara stierf na 10 minuten in water van 44—46°, Cladophora na 10 minuten in water van 49—50,5° geweest te zijn. Gedurende 10 minuten op 45° gehouden, bleef Cladophora levend.

Deze proeven leiden tot het resultaat: dat de hoogste temperatuur, die de onderzochte planten gedurende korten tijd zonder schade voor haar leven verdragen kunnen, in lucht omstreeks 50—52°, in water omstreeks 44—46° ligt. Tevens merkte Sachs op, dat deelen van verschillenden ouderdom niet even gevoelig zijn, dat evenmin voor stengels, knoppen of bladen de grenstemperatuur volkomen dezelfde is.

Evenzoo vond Schultze [1]), dat een temperatuur van 47—48° in water de haren van Tradescantia virginica, Urtica urens, en de cellen van Vallisneria spiralis doodde. Bij 46° vond hij steeds eenige cellen onveranderd, bij 45° velen, bij 44° allen.

Zoowel Sachs als Schultze meenen ten gevolge van hunne proeven 45° in water en 52° in lucht als temperatuurgrenzen voor het plantenleven in het algemeen vast te mogen stellen. De waarnemingen van wieren, die in bronnen leven, wier water warmer dan 45° is, pleiten tegen de algemeenheid van dezen regel, daar zij te talrijk en te nauwkeurig zijn om aan hare juistheid te twijfelen [2]). Daarboven kunnen vele zaden in vochtigen toestand tot 52° of hooger zonder nadeel gedurende eenigen tijd verwarmd worden.

Ik wil dus de waarnemingen van in warme bronnen groeiende

1) Max Schultze, Das Protoplasma der Rhizop. und d. Pflanzenzellen. 1863. p. 48.

2) Zoo als Schultze l. c. p. 49 en Sachs, Lehrbuch 1870 p. 611 doen.

wieren, voor zoo ver ik die heb kunnen bijeen brengen, te zamen stellen. Hierbij is echter een kritiek der opgaven noodig. Het water der warme bronnen komt met een bepaalde, voor elke bron verschillende, temperatuur omhoog, en stroomt dan in de meeste gevallen als een beek verder. Hierbij verkoelt het natuurlijk. Ook aan de randen van eenigszins groote bassins, in wier midden het warme water omhoog stijgt, kan reeds een lagere temperatuur heerschen. De opgave van de temperatuur der bron, dat is van de temperatuur, waarmede het water te voorschijn treedt, is dus onvoldoende om de temperatuur van in de bron verzamelde wieren te kennen. Hiertoe is steeds noodig dat de bol van den thermometer tusschen de wieren gehouden is. Ik citeer in het volgende dus alleen de waarnemingen, waarbij aan deze voorwaarde voldaan is.

Ehrenberg 1) vond op Ischia in warme bronnen zoden van levende Oscillarineeën en Eunotien, wier temperatuur 81—85° bedroeg.

Cohn 2) vond in den Carlsbader Sprudel geen vegetatie in water van meer dan 54°; bij 52—44° vond hij Leptothrix, bij lager temperaturen ook Oscillarineeën en Mastigocladen.

Meneghini 3) vond in water dat boven 47,5° warm was geen wieren; bij deze temperatuur groeide Anabaena rudis.

Pedecino 4) vond op Ischia een warme bron, waarin Oscillarineeën groeiden, die een temperatuur van 58° hadden; in andere bronnen vond hij de hoogste temperatuur van levende zoden 47°, in nog andere 40°.

Nicolucci 5) vond de grens van het plantaardige leven in de door hem onderzochte bronnen bij 60°.

Uit deze waarnemingen volgt, dat er soorten van Oscillarineeën en Diatomeeën bestaan, die in water van hooger temperatuur dan 45° leven kunnen en dat de grens voor haar leven verschillend is al naar gelang der bron, dus waarschijnlijk afhankelijk van de soorten, hetgeen daardoor nog meer waarschijnlijk wordt, dat niet alle Oscillarineae bij zoo hooge temperaturen leven kunnen, zooals mijne weldra te vermelden proeven bewijzen.

---

1) Ehrenberg, < Monatsberichte d. Acad. zu Berlin. 1858. 21 Oct.; 1859. p. 493; (geciteerd door Schultze l. c. p. 49.)

2) Cohn, die Algen des Carlsbader Sprudels. < Abh. der Schles. Ges. d. Wiss. 1862. Heft 2.

3) Meneghini, Conspectus Algologiæ Euganeæ. 1837.

4) Pedecino, Sulle diatomee viventi presso alcune terme dell' Isola d'Ischia. < Atti. dell. Acad. di Napoli III. 1867. p. 15.

5) Nicolucci, < Rendic. d. R. Acad. d. sc. Napoli. 1842. p. 252-256, (geciteerd door Pedecino l. c. p. 1)

Omtrent de hoogste temperatuur, die vochtige zaden in lucht kunnen verdragen, bevond Fiedler 1) dat deze voor Erwten 53—54° en voor Rogge en Tarwe 51—52° (gedurende één uur) is. Bij allen ontkiemde echter slechts een klein gedeelte der verwarmde zaden.

De tegenspraak, die tusschen de stelling van Schultze en Sachs, en de resultaten der waarnemingen van in warme bronnen levende wieren bestaat, gaf mij aanleiding de proeven van Sachs zoo veel doenlijk uit te breiden, om na te gaan of het wellicht mogelijk was deze tegenspraak op te heffen.

Mijne proeven zijn de volgende:

I. In potten gezaaide en krachtig groeiende planten werden in een verwarmingstoestel geplaatst, die geheel naar den door Sachs 2) gebruikten toestel ingericht was, doch die zonder de klok gebruikt werd. Een horizontaal scherm beveiligde den stengel en de bladen voor de opstijgende warme lucht; het liet twee thermometers door, waarvan de eene de temperatuur der aarde in het midden, de andere die aan den rand van den pot aangaf. De temperatuur der aarde steeg steeds langzaam, werd dan gedurende een half uur constant gehouden en daalde na afloop der proef eveneens langzaam. Waren de wortels door de verwarming gedood, dan was dit na eenige dagen aan het verleppen en verdroogen der bladen te bespeuren. Na 2—3 weken werden de planten steeds uit de potten genomen om te zien of de wortels zelve dood waren. Het vormen van nieuwe bijwortels werd steeds belet, en de planten waren zoo gezaaid dat nooit een deel van den stengel mede verwarmd werd.

De inrichting der proef heeft ten gevolge, dat de rand van den pot steeds iets warmer is dan het midden, zoodat dus in de proeven bij de grenstemperatuur de wortels aan den rand van den pot gedood kunnen worden, terwijl die in het midden nog blijven leven. Dit is steeds èn aan het verdroogen of afvallen van een zeker aantal der oudste bladen, èn aan de wortels zelven na afloop der proef waar te nemen.

---

1) Sachs, Handbuch d. Experim. Physiol. p. 66.

2) Zie pag. 9.

SOORTEN	Hoogste temperatuur van het midden.	Hoogste temperatuur aan den rand	GEVOLGEN.
Zea Mais.	49,0°	51,9°	Wortels na 14 dagen aan den rand van den pot dood, in het midden niet.
2e ex.	50,1	54,3	Evenzoo.
3e ex.	52,2		Wortels na 4 weken geheel dood.
Tropaeolum majus.	50,5	53,8	Middelste wortels na 3 weken levend, buitenste dood.
2e ex.	52,0	54,6	Alle wortels na 3 weken dood.
Brassica Napus.	47,9	50,4	Geen schade.
2e ex.	52,8	53,2	Na 14 dagen de geheele plant dood.
Calendula officinalis.	46,2		Geen schade.
2e ex.	50,3	53,2	Na 3 weken plant en wortels dood.
3e ex.	51,5		Evenzoo.
4e ex.	54,7	55,5	Evenzoo.
Cytisus Laburnum.	45,9	47,7	Geen schade.
2e ex.	48,0	51,2	Wortels na 2 weken grootendeels onbeschadigd.
3e ex.	51,0	51,1	Na 1 week geheel dood.
4e ex.	51,8	54,5	Evenzoo.
Phaseolus vulgaris.	50,0	56,4	Wortels slechts aan den rand dood.
2e ex.	51,5	52,5	Alle wortels na 3 weken dood.
Lupinus luteus.	47,2	47,9	Geen schade.
2e ex.	50,5	55,6	Geen schade.
3e ex.	51,8		Na 2 weken plant en wortels dood.
Cannabis sativa.	52,0		Na 1 week gestorven.

De resultaten dezer proeven toonen, dat voor de wortels van al deze Angiospermen de grens in niet met water verzadigde aarde omstreeks 50—52° ligt, even als Sachs dit voor de stengels en bladen van de door hem onderzochte soorten bevond.

II. Zaadplanten van meest 2—3 maanden oud werden voorzichtig uit de aarde genomen, daarna een half uur met hare wortels in water van bepaalde, constante temperatuur gehouden, en weer in de vooraf goed toebereide aarde geplant en begoten. Allen groeiden, hetzij de wortels gedood waren of niet, na het verplanten frisch voort, of zoo zij slap hingen werden zij door begieten weer stijf. De te zeer verwarmden hingen na eenige dagen weer slap en verdroogden, en bij het uit de aarde nemen was de wortel volkomen uitgedroogd. De resultaten zijn in de beide volgende tabellen vervat, in welke 0 beteekent dat de verwarming geen schadelijke gevolgen had, en + dat de dood der plant er het gevolg van was.

I.				II.			
	45^0	$47,5^0$	50^0		$45,0\text{-}45,5^0$	$46,5\text{-}47,0^0$	$47,8\text{-}48,4^0$
Petroselinum sativum.	0	+	+	Phaseolus vulgaris.	0	+	+
Campanula latifolia.	0	+		Brassica Napus.	0	+	+
Aquilegia vulgaris.	0	+	+	Calendula officinalis.	0	+	+
Rosa sp.	0	+	+	Tropaeolum majus.	0	+	+
Epilobium montanum.			+	Zea Mais.		+	+
Silene noctiflora.			+				

De grens ligt dus voor allen tusschen 45° en $47,5^o$.

III. Jeugdige zaadplanten van Phaseolus haematocarpus, Polygonum Fagopyrum, Lupinus albus, Tropaeolum majus, Convolvulus tricolor, Canabis sativa, Agrostemma Githago, Helianthus annuus, die in potten groeiden, werden gedurende een kwartier met haar stengels en bladen in water van 43,9—$44,1^o$ gehouden, terwijl de wortels in de niet verwarmde aarde der potten zonder eenige mechanische beschadiging bleven. Na de proef bleven zij zonder andere schade leven, dan dat van eenige de toppen der jonge bladen verdroogden. Een kwartier verblijven in water van 45,3—$45,8^o$ doodde ze echter alle. Voor Zea Mais vond ik deze grens tusschen $46,0^o$ en $46,8^o$, voor Secale Cereale tusschen $46,5^o$ en $48,5^o$.

IV. Een plantje van Citrus Aurantium werd gedurende een half uur met zijn wortels in water van $46,5^o$ gehouden, en daarna weer in aarde geplant. Het vertoonde volstrekt geen nadeelige werking hiervan. Evenmin een exemplaar, waarvan de wortels een half uur in water van $47,8^o$ bleven. Van een ander exemplaar, waarvan ik de wortels evenlang in water van 50,0—50,5° hield, verwelkten na een paar dagen de bladen, en na eenige dagen was de geheele plant verdroogd.

Twee exemplaren, wier stam en bladen gedurende een half uur in water van 47,6—$48,1^o$, resp. 50,0—$50,3^o$, gehouden werden, bleven zonder eenige schade leven, terwijl van een derde exemplaar, dat een half uur in water van 52,2—52,5° gehouden werd, de bladen en de stam na een paar dagen geheel verdroogd waren. Bij deze plant ligt de grens dus ten 1e hooger dan bij alle vroeger onderzochte, ten 2e voor den stam en de bladen hooger dan voor den wortel.

V. Afgesneden bebladerde takken van Vinca minor, en afgesneden wortelbladen van Iris sambucina, Iris florentina, Anthericum ramosum en Funkia japonica werden gedurende een kwartier in water van verschillende constante temperaturen gehouden en daarna met hun onderste uiteinde in water geplaatst en zoolang waargenomen, totdat het onderscheid tusschen de door verwarming gedooden en de niet beschadigden in het uitdroogen der eerste en het frisch blijven der laatste volkomen duidelijk geworden was. (De waarnemingen werden, om allen twijfel buiten te sluiten, gedurende 14 dagen voortgezet, gedurende welken tijd de als onbeschadigd opgegeven bladen frisch bleven.) Uit het groote aantal tot opzoeking der grens ondernomen proeven geef ik er telkens slechts twee of drie, die de grens insluiten, aan. De opgegeven temperaturen zijn de minimum- en maximum-temperatuur van het waterbad in elke proef.

Vinca minor 45,7—46,2° geen schade; 47,2—47,8° enkele der jongste bladen worden bruin en verdroogen, de overige bladen blijven ongeschonden; 48,2—48,8° de jongste bladen bruin, oudere aan hun top bruin; 49,6—50,1° alle bladen bruin en uitdroogende.

Iris sambucina 49,6—50,1° geen schade; 50,8—54,5° top fletsch, en over een lengte van 5 cm. uitdroogende; 51,7—52,1° top tot halverwege het blad uitdroogende, onderste deel van het blad frisch.

Iris florentina 48,6—49,0° geen schade; 49,3—49,7° top tot 3 cm. uitdroogende; 50,8—51,5° blad geheel uitdroogende.

Funkia japonica 47,8—48,2° geen schade; 49,6—50,1° slap, verlept.

Anthericum ramosum 49,6—50,1° geen schade; 50—51,5° de top verdroogt; 51,1—51,7° het geheele blad verdroogt.

Bij Vinca minor ligt de grens dus voor jonge bladen lager dan voor oudere, bij de andere voor de toppen der bladen lager dan voor het overige gedeelte. Verder wisselt zij, al naar gelang der soort, tusschen 46° en 51° af.

VI. Afgesneden bebladerde takken van Taxus baccata en Erica carnea, en afgesneden bladen van Saxifrage umbrosa. Hedera Helix en Salisburia adiantifolia werden gedurende tien minuten in water van verschillende temperaturen gehouden en verder als in V behandeld.

Erica carnea 47,9—48,5° geen schade; 49,8—50,6° de jongste bladen verdroogen na eenige dagen, de oudste blijven frisch; 51,5—52,0° evenzoo.

Saxifraga umbrosa 49,8—50,6° geen schade, 51,5—52,0° na eenige dagen verdroogd.

Hedera Helix 47,9—48,5° geen schade; 49,8—50,6° na eenige dagen is de bovenste helft van het blad verdroogd; 51,5—52,0° het blad verdroogt geheel.

Salisburia adiantifolia 47,9—48,5° geen schade; 49,8—50,6° na eenige dagen verdroogd.

Taxus baccata 49,8-50,6° geen schade; 51,5-52,6° na eenige dagen verdroogen de jongste bladen en de bovenste helften der oudere.

VII. *Muscineæ.* De verwarming geschiedde onder water en duurde telkens een half uur. De planten werden elk met een kluit aarde in het waterbad gebracht en behielden deze ook later. Opgave der proeven en temperaturen als in V.

Physcomitrium pyriforme 45,5—46,4° celinhouden der bladen na 5 dagen geheel normaal, onrijpe, volwassen capsulæ frisch; 47,2—47,5° celinhouden na 5 dagen gedesorganiseerd, onrijpe capsulæ geel geworden, uitdroogende.

Funaria hygrometrica 39,9—40,2° na 5 dagen waren de celinhouden der bladen geheel normaal; 42,7—43,4° celinhouden gedesorganiseerd. In lucht bleef deze soort bij 46,9° in leven.

Dicranum scoparium 42,7—43,4° celinhouden gedesorganiseerd, bladen geheel ontkleurd.

Marchantia polymorpha 43,7—44,9° kort na de proef zijn er vlekken rondom de stomata geinfiltreerd, de plant blijft echter leven; 45,5—46,4° geheel geinfiltreerd, weldra verdroogende.

Lunularia vulgaris 42,7—43,4° na vier dagen, niettegenstaande infiltratie als bij Marchantia, geheel frisch; 44,7—45,1° frisch met bruine middennerf; 45,5—46,4° droogt geheel uit.

De grenzen wijken dus bij deze planten zeer duidelijk van elkander af.

VIII. *Chorophyllophyceæ.* Duur van het verblijf in het warme water 10 minuten. Opgave als boven.

Oedogonium sp. 41,0—42,2° gedurende eenige dagen na de proef zonderen de planten in 't zonlicht zuurstof af, na 4 dagen is microscopisch geen verandering zichtbaar; 42,8—44,2° zonderen geen zuurstof af, na 4 dagen is de inhoud der meeste cellen een weinig gecontraheerd.

Spirogyra sp. 39,3—40,5° draden na 4 dagen onder 't microscoop frisch; 41,0—42,2° draden deels frisch, deels met gecontraheerden inhoud, dood; 42,8—44,2° draden alle dood.

Hydrodictyon utriculatum 42,8—44,2° zonderen eenige dagen rijkelijk zuurstof af; 45,0—46,0° zonderen in 't licht geen zuurstof af; het microscoop deed geen verandering zien.

Ook hier wijken de grenzen binnen de groep van elkander af.

IX. *Phycochromophyceæ.* Als voren. Duur der verwarming voor Nostoc 10; voor de overige 30 minuten.

Nostoc rufescens Ag. 29,9—30,2° den volgenden dag nog geheel bruin, onveranderd; 35,2—36,0° den volgenden dag ten deele bruin, ten deele ontkleurd, blauwachtig; 39,3—40,5° evenzoo; 41,0—42,2° geheel ontkleurd.

Oscillaria Fröhlichii Ktz. en O.anguina Bory. 42,7—43,4° na de proef levendige beweging, na een paar dagen tegen den wand van het horlogeglaasje, waarin ze bewaard werden uitgekropen; 44,7—45,1° geen beweging en niet uitgekropen.

Oscillaria chlorina Ktz. 42,7—43,4° levendige beweging gedurende eenige dagen; 44,7—45,1° geen beweging.

Spirulina Jenneri 42,7—43,4° levendige beweging gedurende eenige dagen; 44,7—45,1° geen beweging.

De grens valt dus voor deze Oscillarineeën samen, doch ligt voor Nostoc lager.

Uit deze onderzoekingen blijkt, dat de hoogste warmtegraad, dien planten in water verdragen kunnen, voor verschillende soorten zeer verschillend is. Hierdoor is dus de pag. 10 besproken stelling van Schultze en Sachs, naar mijn inzien, weerlegd en treden de planten van warme bronnen geheel in den algemeene regel. De stelling, dat voor dezelfde organen de grens in verschillenden ouderdom eenigszins afwijkt, wordt door mijn onderzoekingen bevestigd.

Of dienovereenkomstig de grens in lucht bij verdere uitbreiding der onderzoekingen ook zal blijken niet voor alle soorten dezelfde te zijn, blijft nog in het onzekere.

Over de hoogste temperatuur, die planten in gedroogden toestand zonder nadeel kunnen verdragen, is slechts één waarneming bekend gemaakt. De Saussure [1] droogde eenige pas gekiemde plantjes onder de klok eener luchtpomp door middel van geconcentreerd zwavelzuur uit. Tengevolge hiervan stierven eenige, o. a. Erwten en Mais, doch andere overleefden de uitdrooging. Deze werden nu in drooge lucht tot 70° verwarmd, en groeiden desniettegenstaande later voort, toen zij in vochtige aarde geplaatst waren. De zoo onderzochte soorten zijn: Boekweit, Rogge, Gerst en Kool.

Beter onderzocht is de invloed, dien drooge zaden en sporen van Cryptogamen van hooge tempraturen ondervinden.

---

1) De Saussure, < Mémoir. d. l. Soc. d. Phys. de Genève. T. III, 2. p. 1—25; (vermeld door Göppert, Wärme-Entw. p. 56.)

Fiedler 1) bevond dat van 100 Erwten, die luchtdroog een uur lang op 74o verwarmd werden, nog slechts één kiemde; Rogge en Mais-zaden werden bij 70o reeds alle gedood, evenzoo Gerst bij 68o, terwijl bij 72o van 100 Boekweitzaden slechts één in leven bleef. Hoe langer bij de overige proeven de temperatuur in den verwarmingstoestel onder deze grenzen was, hoe meer zaden er later ontkiemden. In vochtigen toestand stierven alle zaden reeds bij 55o.

Waarnemingen van zaden, die aan hooger temperatuur weerstand boden, ontbreken echter niet. Zoo vond Pouchet 2) dat zaden van een Brasiliaansche Medicago-soort kiemden, nadat ze vier uren in kookend water gelegen hadden. Dit geschiedde slechts met die zaden, die inwendig droog bleven; van een groot aantal onderzochte zaden stierven alle door en door vochtige, doch die, waarin het water niet binnen gedrongen was, ontkiemden.

Aan nog hoogere temperaturen kunnen drooge sporen van Fungi weerstand bieden. Sporen van Penicillium glaucum bleven, gedurende een half uur in lucht van 119—121° gehouden, grootendeels onbeschadigd, tot 132° verwarmd stierven ze echter allen 3). Sporen van Uredo destruens in droogen toestand tot 128° verwarmd, stierven niet; in vochtigen toestand echter werden zij door 73° en die van Uredo segetum door 62° gedood.

De vraag of wellicht de in deze § opgegeven waarden voor de temperatuurgrens hooger gevonden zouden worden, zoo de verwarming niet snel, zoo als in de meeste der medegedeelde proeven, doch langzaam had plaats gevonden, is nog onbeslist. Daar echter snelle temperatuursveranderingen, zoo als in § 5 zal blijken, geen nadeeligen invloed op het plantenleven hebben, is het onwaarschijnlijk dat zij bevestigend beantwoord zal worden.

§ 3.

Laagste grens.

Als de temperatuur tot het vriespunt genaderd is, en hierdoor de levensfunctiën der planten deels ophouden, deels in intensiteit aanaanzienlijk verminderen, behouden de planten van ons klimaat het vermogen deze functiën bij gunstiger temperatuur te hervatten, ja, zij kunnen, dit leert de waarneming elken winter, zonder schade voor haar leven geheel bevriezen. Warme-kasplanten sterven

1) Fiedler, in Sachs, Handbuch p. 66.
2) Pouchet, < Comptes rendus. T. 63. p. 939.
3) Pasteur, vermeld in Sachs, Handbuch p. 65.

daarentegen niet zelden, als zij geruimen tijd aan een temperatuur van + 1° tot + 5° zijn blootgesteld, en menige bij ons in de open lucht gekweekte plant schijnt door het bevriezen gedood te worden. Het onderzoek over de laagste grens splitst zich dus in drie deelen: 1e. kunnen planten door het aannemen van lage temperaturen boven 0° gedood worden? 2e. wat geschiedt er bij het bevriezen en ontdooien? 3e. is er onder 0° een temperatuur, die de bevroren planten kan dooden?

Dat alle planten der gematigde en koude luchtstreken, die gedurende den winter bevroren zijn, en in het voorjaar weer herleven, zonder schade tot 0° afgekoeld kunnen worden, behoeft geen betoog. Anders is dit voor planten uit warmere landen. Voor deze is een verblijf in een omgeving van 0—5° in den regel schadelijk, zoo het eenigszins lang duurt. Hier moet echter de vraag onderzocht worden of deze temperaturen, hoe kort ook werkende, schadelijk kunnen zijn. Een aantal feiten pleit voor de onschadelijkheid.

Göppert [1]) liet een aantal tropische planten in den winter bij + 1° tot + 4° buiten staan; bij vele (Cassia emarginata, Coffea arabica, Abroma fastuosum, e. a.) was na den eersten nacht geen beschadiging te ontdekken. Na een paar nachten vertoonde deze zich, even als bij andere (b. v. Heliotropium peruvianum) in den eersten nacht. De eerste planten bewijzen dus voor de onschadelijkheid eener kortstondige verkoeling tot 0°; de andere echter niet daar tegen, daar zij onbedekt waren en dus door uitstraling een afkoeling onder 0° en bevriezing konden veroorzaakt worden.

Karsten [2]) nam waar dat stammen van Balantium zonder schade voor hun leven eenigen tijd in een omgeving konden blijven, waarvan de temperatuur verre onder 0° was.

Kabsch [3]) geeft aan dat Agave americana gedurende korten tijd — 1° verdragen kan, doch sterft, als haar temperatuur langeren tijd + 6° bedraagt. Hetzelfde geldt voor andere planten.

Twee waarnemingen werden tot nu toe als bewijzen voor de nadeelige werking van lage warmtegraden boven 0° aangehaald. Het zijn die van Bierkander [4]) en van Hardy [5]).

---

1) Göppert, Wärme-Entwickelung. 1830. p. 43. Zie ook p. 124 sqq.

2) Karsten, < Bot. Ztg. 1861. p. 289.

3) Kabsch, < Flora, 1863. p. 586.

4) Bierkander, vermeld in Göppert l. c. p. 124.

5) Hardy, Catalogue des végét. cult. à la pépin. centr. à Alger 1850 (geëxcerp. door A. De Candolle, < Bibl. univ. de Genève. XXIV. 1853. p. 193 en daaruit Bot. Ztg. 1854. p. 202.)

Bierkander zag dat Cucumis sativus, C. Melo, Cucurbita Pepo, Impatiens Balsamina, Ocymum basilicum, Portulaca oleracea en Solanum tuberosum in Septembernachten bij 1—2° boven het vriespunt te gronde gingen. De oorzaak van hun dood kan zijn: 1e. een rechtstreeksche werking van die temperatuur, 2e. een indirecte, en 3e. een verkoeling door uitstraling onder 0°. Om na te gaan of het eerste geval de oorzaak was of niet, bracht ik krachtige, in potten groeiende exemplaren van deze soorten (behalve C. Melo, Impatiens en Solanum, die mij niet ten dienste stonden) met hunne stengels en bladen in een mengsel van water en ijs, en hield ze daarin gedurende een kwartier. Daar al hunne organen vrij dun zijn, konden ze in dien tijd de temperatuur van 0° volkomen aannemen. Noch kort na de proef, noch gedurende drie weken daarna was eenige schadelijke werking te bemerken. In de proef van Bierkander was dus niet het eerste geval de oorzaak, deze bewijst dus tegen de onschadelijkheid van temperaturen tusschen 0° en 2° niets.

Hardy bevond, dat van een aantal eenjarige krachtig ontwikkelde planten van tropische boomsoorten, die te Algiers buiten groeiden en in den herfst door rieten bedekt werden, sommige (8 soorten) bij + 5°, andere (11) bij + 3°, nog andere (5) bij + 1° stierven, terwijl een groot getal (20) bij + 1° ongedeerd bleven.

Ik wenschte de in de drie eerste categorien door Hardy opgenoemde soorten evenzoo te onderzoeken, als ik de door Bierkander waargenomen planten onderzocht heb, doch slechts twee dezer soorten kon ik hiertoe bekomen, n.l. Crescentia Cujete, die volgens Hardy bij + 5°, en Bixa Orellana, die bij + 3° gestorven was. Van beiden werden bladen gedurende een kwartier in een mengsel van water en ijs gehouden, zonder dat óf kort na de proef, óf gedurende de volgende maand, eenige schade was te bespeuren. Met hetzelfde gevolg onderwierp ik aan dezelfde proef nog deze 6 planten: Bauhinia pubescens, Carolinea alba, Coccoloba majestica, Rheedia glaucescens, Calophyllum Madruno, Bignonia ferruginea, waarvan de beide eerste tot geslachten behooren waarvan Hardy andere soorten bij + 5° zag omkomen, en de drie volgende uit geslachten zijn gekozen van welke andere soorten in Algiers bij + 3° gestorven waren. Voor Crescentia Cujete en Bixa Orellana is dus bewezen dat de volwassen bladen zonder nadeel gedurende korten tijd 0° kunnen verdragen, en voor de overige is het tegendeel niet bewezen.

Al deze feiten voeren tot het besluit: Alle planten kunnen zonder schade voor haar leven gedurende korten tijd tot 0° afgekoeld

worden, ook dan, wanneer een langer verblijf in een omgeving van 0—5° voor haar schadelijk is. Op dezen regel zijn nog geen goed geconstateerde uitzonderingen bekend geworden.

Daalt de temperatuur onder 0°, en bereikt zij het vriespunt van de sappen der planten, dat al naar de concentratie van deze lager of hooger gelegen is [1]), dan zal een gedeelte van het in de cellen aanwezige water in ijs overgaan, en wel dáár, waar de concentratie het geringste of bij gelijke concentratie de capillaire ruimte de grootste is, dus, wegens de hoogere concentratie van den celinhoud, aan den buitenkant der celwanden, in de intercellulaire ruimten, of bij hout, waar de celholten lucht bevatten, in deze. Dit feit, uit physische wetten a priori duidelijk, is onlangs door Prillieux [2]), door een lange reeks van onderzoekingen aan bevroren planten, empirisch bevestigd gevonden. In de celwanden zelve zullen nooit ijskristallen ontstaan, daar de ruimten in deze veel nauwer zijn dan de fijnste capillaire buizen, en in capillaire buizen het vriespunt van water des te lager ligt, naarmate de buis nauwer is [3]). Als nu op eenige plaats het imbibitie-water van de buitenoppervlakte van den celwand in ijs overgaat, is het evenwicht der geimbibeerde vloeistof verbroken en stroomt er water uit den celinhoud en den celwand naar deze plaats toe, waardoor zich hier nieuw ijs kan vormen. Dit gaat zoo voort, totdat de concentratie der vloeistoffen zóó groot geworden is, dat haar vriespunt onder de aanwezige temperatuur ligt. Opdat er meer ijs zou ontstaan is nu een nieuwe verlaging der temperatuur noodig [4]), en daar het vriespunt met toenemende concentratie der vloeistof daalt, zal er in de intercellulaire ruimten des te meer water in ijs overgaan, naarmate de temperatuur lager is.

De snelheid, waarmede de temperatuur onder het nulpunt daalt, is van invloed op de plaats waar zich het ijs hoofdzakelijk afzet. Het eerste ijs vormt zich in de grootere ruimten tusschen de cellen. Is nu de verkoeling zoo langzaam, dat de imbibitie-stroomen steeds evenveel vocht kunnen aanvoeren als dáár bevriest, dan zal een groot gedeelte van het vocht bevroren zijn voor dat de temperatuur laag genoeg is om ook in de kleinere intercellulaire ruimten ijs te doen ontstaan. Te gelijk bewerkt het waterverlies der cellen een contractie der weefsels, waardoor de ruimten, waarin het ijs zich

1) Rüdorff, < Pogg. Ann. 114 (1861). p. 63; 166. p. 55.

2) Prillieux, < Comptes Rendus. T. 70. 1870. p. 405.

3) Sorby, < Philos. Mag. Ser. 4. T. XVIII. p. 105; Mousson, < Bibl. univ. d. Genève. III (1858). p. 226.

4) Rüdorff, l. c.

vormen kan, grooter worden. Zeer duidelijk nam Sachs 1) dit aan bladsteelen van Artischokken waar, bij welke na langzaam bevriezen het parenchym zich van de epidermis door een laag ijs afgezonderd had, terwijl de fibrovasaalstrengen alle geisoleerd en elk door een cilinder van ijskristallen omgeven waren. Op dezelfde oorzaak berust ook het verschijnsel, dat zich op Bieten- en Meloenschijven, die, tegen verdamping beschut, langzaam bevriezen, een korst van ijskristallen vormt, terwijl in het weefsel zelf geen ijs waargenomen wordt 2). Daalt de temperatuur sneller, dan vindt men het ijs meer regelmatig in het weefsel verspreid, daar de imbibitie-stroomen dan niet snel genoeg zijn om het water naar verder afgelegene plaatsen te voeren. Zoo zijn snel bevroren schijven van Bieten of Meloenen in hun binnenste geheel hard en bros, en met ijskristallen gevuld. Als de temperatuur van een weefsel, of van enkele cellen of celdraden (Wieren, Characeeën e. a.) plotseling onder het vriespunt van het celvocht daalt, is het mogelijk dat ook binnen in de levende cel zich ijskristallen vormen. Met zekerheid is dit geval slechts in kunstmatige doorsneden waargenomen 3).

Wanneer bij het bevriezen meer ijs gevormd wordt, dan in de oorspronkelijke intercellulaire ruimten kan bevat worden, of wanneer de samentrekking door het verlies van imbibitiewater niet in alle deelen van een orgaan gelijken tred houdt, kunnen verscheuringen van het weefsel ontstaan, die echter het leven der plant meestal niet benadeelen. Zoo o. a. bij de zoo even besproken bladsteelen van Artischokken, die na het ontdooien zonder schade voortleefden. Soms treedt ook het ijs in den vorm van kammen te voorschijn, na de epidermis doorbroken te hebben 4). In enkele gevallen, b. v. bij Uien, vond Sachs 5) de afzonderlijke cellen na langzaam ontdooien turgescent, doch geheel van elkander geisoleerd.

De tijd, gedurende welken planten in den bevroren toestand blijven, is van geen invloed, tenzij andere oorzaken, b. v. verdamping, haar benadeelen. In noordelijke landen blijven de overblijvende planten des winters verscheidene maanden bevroren, en in Zwitserland treft men niet zelden planten aan, die gedurende eenige jaren door gletschers overdekt geweest zijn, doch na het wegsmelten van het haar bedekkende ijs weer herleven 6).

---

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 2e Aufl. 1870. p. 615.
2) Sachs, < Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860. I. p. 1.
3) Göppert, l. c. p. 26.
4) Caspary, < Bot. Ztg. 1854. p. 665.
5) Sachs, < Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. I. 1860. p. 29.
6) Charpentier, Essai sur les glaciers 1841, (geëxc. < Bot. Ztg. 1843. p. 13.).

Als een bevroren plant verwarmd wordt, zal het ijs in de intercellulaire ruimten smelten. Geschiedt dit verwarmen langzaam, dan voeren de imbibitie-stroomen het water langzamerhand naar de plaats, waar het zich vóór het bevriezen bevond, en celwand en celinhoud hernemen hun vorigen toestand geheel weder. Geschiedt het ontdooien snel, dan veroorzaakt het in de meeste gevallen den dood der plant [1]).

Alle planten uit gematigde en koude klimaten, en alle andere daaromtrent onderzochte planten kunnen zonder schade voor haar leven bevriezen en ontdooien [2]).

Er blijft nog over de derde, aan het begin gestelde vraag te beantwoorden, of n.l. een éénmaal bevroren plant tot elke willekeurige temperatuur kan afgekoeld worden, zonder dat zij, bij daaropvolgend langzaam verwarmen, blijkt het leven verloren te hebben. De oudere onderzoekingen hieromtrent [3]) kunnen de vraag niet beslissen, daar de werking van het snelle ontdooien niet geëlimineerd is, en sedert de noodzakelijkheid om deze te elimineeren bekend geworden is, hebben hierover geen onderzoekingen het licht gezien.

In droogen toestand kunnen zaden aan zeer lage temperaturen weerstand bieden. Zoo vond Göppert [4]), dat zaden van 23 soorten, die droog gedurende een half uur door een koudmakend mengsel op een temperatuur van —50°, en wellicht iets lager, gehouden werden, na afloop der proef allen ontkiemden.

III. INVLOED VAN DE VERANDERINGEN DER TEMPERATUUR.

§ 4.

Bepaling.

Om den invloed van de temperatuur op de levensverschijnselen der planten te bestudeeren, kan men of planten gedurende den geheelen tijd der waarneming bij constante temperatuur laten leven, en uit de vergelijking van zóó bij verschillende graden gekweekte exemplaren besluiten afleiden, of een zelfde exemplaar bij verschillende temperaturen onderzoeken. Beide methoden worden aange-

---

1) Zie de bijzonderheden hieromtrent in § 7.
2) Sachs, < Flora. 1862. p. 17.
3) Zie o. a. Göppert, l. c. p. 66.
4) Göppert, l. c. p. 52.

wend, en dikwijls bepaalt de aard der proef de uitsluitende mogelijkheid van een van beide. Bij de eerste methode zal het resultaat, als men individueele verschillen elimineert en alle overige omstandigheden gelijk zijn, steeds het gevolg der temperatuur wezen. Bij de tweede is het echter mogelijk, dat de waargenomen verschijnselen niet geheel het gevolg der constant gedachte temperatuur, maar geheel of ten deele dat van de verandering der temperatuur zullen zijn.

Dit moet in twee gevallen gesplitst worden. Wanneer een ijzeren staaf verwarmd wordt, zet hij zich uit. Beschouwt men in ieder gegeven oogenblik haar lengte, dan is deze een functie der telkens heerschende temperatuur; beschouwt men daarentegen haar verlenging, dan is deze alleen van de temperatuursverandering afhankelijk. De beweging, tot het aannemen van den nieuwen toestand noodzakelijk, is het gevolg der verandering van de temperatuur, de nieuw ontstane toestand [1]) echter het gevolg der temperatuur zelve. De snelheid, waarmede de temperatuur verandert, vergroot de snelheid der beweging, doch heeft op haar eindgevolg geen invloed.

Het tweede geval is, dat het eindresultaat van de verandering der temperatuur een andere toestand is, dan die, welke een functie der nieuw ontstane temperatuur is, d. i., welke na constante inwerking van deze gedurende eenigen tijd waargenomen wordt. De snelheid der temperatuursverandering bepaalt in dit geval den eindtoestand.

In de eerste dezer twee gevallen behooren de meeste der door temperatuursveranderingen bij de planten veroorzaakte bewegingen of veranderingen van bewegingen. Zoo b. v. het openen en sluiten der bloemen (§ 10*a*), het zich krommen bij het bevriezen (§ 8), de snellere of langzamere herstelling van het chemisch evenwicht (§ 13). In de tweede behoort het feit, dat elke snelle temperatuursverandering de beweging van het protoplasma langzamer maakt (§ 6).

De verschijnselen van het eerste geval, dat is dus die, bij welke de terstond na het ophouden der temperatuursverandering aanwezige toestand een functie der nieuwe temperatuur is, zullen in het volgende hoofdstuk behandeld worden met die, welke men slechts uit onderzoekingen bij constante temperaturen kent.

De veranderingen, wier eindtoestand een functie van de snelheid der temperatuursverandering is, maken het onderwerp van dit

---

1) Deze toestand kan in het algemeen óf een toestand van rust óf een toestand van beweging zijn.

hoofdstuk uit, de veranderingen der beweging van het protoplasma behandelt § 6, de door het snelle ontdooien veroorzaakte dood en andere niet rechtstreeksche gevolgen van temperatuursveranderingen worden in § 7 besproken. Er blijft dus nog de vraag over of er andere verschijnselen zijn, die als functiën van de snelheid van temperatuursveranderingen moeten beschouwd worden.

A. De Candolle [1]) betwijfelt den invloed van temperatuursveranderingen op het plantenleven, daar hij vergeefs in de litteratuur naar opgaven daaromtrent gezocht heeft. Op de bewegingen van bewegelijke organen hebben temperatuursveranderingen geenerlei invloed [2]). De door deze bewerkte bewegingen van bloembladen zijn in haar grootte evenmin functiën van hare snelheid [3]). Een invloed op andere verschijnselen heb ik in de litteratuur nergens vermeld gevonden.

Uitgaande van het algemeen bekende feit, dat een snel ontdooien van bevroren plantendeelen, dat is dus een snelle temperatuursverandering om het vriespunt, gewoonlijk den dood ten gevolge heeft, heeft Karsten [4]) de volgende stelling uitgesproken: „Plötzliche grosse Schwankungen der Temperatur sind den Pflanzen schädlich, und können sie krank machen oder tödten, auch bei den, die Gesundheit und das Leben der Pflanzen an und für sich nicht gefährdenden Temperaturgraden".

De zoo gestelde algemeene wet is, ofschoon zij zonder eenig bewijs gebleven is, in onderscheidene handboeken overgenomen [5]), terwijl het doodvriezen steeds als voorbeeld aangehaald werd. Het is echter klaarblijkelijk onlogisch uit de bij snel ontdooien waargenomen verschijnselen iets omtrent den invloed van snelle temperatuursveranderingen in het algemeen af te willen leiden. Daarom komt het mij wenschelijk voor dit punt proefondervindelijk na te gaan [6]).

§ 5.

Onschadelijkheid voor het leven.

De grootste temperatuursverandering, die een plant, tusschen de hoogste grens voor haar leven en het vriespunt harer sappen onder-

---

1) A. De Candolle, Géographie botanique. 1855. p. 48.

2) Sachs, < Bot. Ztg. 1857. p. 809 sqq; < Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860. p. 22; < Flora 1863. p. 451.

3) Zie § 10*a*.

4) Karsten, < Bot. Ztg. 1861. p. 289; < Pogg. Ann. 115. 1862. p. 159.

5) O. a. Hofmeister, Die Pflanzenzelle p. 280, reg. 1 en reg. 11 van ond.

6) Zie § 5.

gaan kan, is voor de meeste Phanerogamen van 0—50° in lucht of van 0—44° in water, daar de levensgrens zelve meestal slechts een paar graden hooger ligt. Houdt men dus een plant zoolang bij 0°, totdat zij deze temperatuur aangenomen heeft, en brengt men haar dan plotseling in water van 44° of in lucht van 50°, dan zal het resultaat dezer proef over het al of niet schadelijke van snelle temperatuursveranderingen beslissen. In lucht zal de verandering grooter zijn, doch niet zoo snel, daar bij het brengen van de plant in de verwarmde ruimte een verkoeling van deze plaats vindt, door de ontwijkende warme en de mede ingevoerde koude lucht. Daarenboven zal de geringere warmte-capaciteit van de lucht een waarneembare verkoeling tengevolge van de aan de plant afgestane warmte veroorzaken. In water is de verandering kleiner doch sneller, daar het water, als men een eenigzins groot waterbad gebruikt, bij het indompelen van de ijskoude plant niet merkbaar kouder wordt. Ik heb daarom de laatste methode verkozen en volgens deze een aantal planten onderzocht. Om het door Karsten (zie pag. 25) vermoede ziekmaken duidelijker in het oog te doen vallen, werd de snelle verandering van temperatuur steeds eenige malen herhaald.

I. Sedert langen tijd in potten groeiende planten werden aan de volgende proef onderworpen, nadat hare potten, omdat zij gedurende de proef omgekeerd gehouden werden, met een uit twee helften bestaand deksel goed gesloten waren: Eerst bleven de bebladerde stengels der zaadplanten of de wortelbladen der overblijvende soorten gedurende 4 minuten in water van 43—44°, en werden dan plotseling in door smeltend ijs op 0° gehouden water gebracht. Na 4 minuten hierin gebleven te zijn, en dus die temperatuur te hebben aangenomen, werden zij weer plotseling in water van 43—44° gebracht, en deze geheele bewerking dan nog eens herhaald: De temperatuur van de lucht was 19°. De achtereenvolgende veranderingen waren dus 1e. 19—44°, 2e. 44—0°, 3e. 0—44°, 4e. 44—0°, 5e. 0—44°, 6e. 44—19°. De zoo onderzochte planten waren:

A. Bebladerde stengels: Iberis umbellata, Agrostemma Githago, Phaseolus vulgaris, Ph. haematocarpus, Pisum sativum, Lathyrus odoratus, Cytisus Laburnum, Lamium purpureum (bloeiende), Vinca minor, Cannabis sativa, Secale Cereale, Zea Maìs.

B. Wortelbladen: Aquilegia vulgaris, Fragaria sp., Funkia japonica, Iris sambucina, I. florentina, Anthericum ramosum.

Gedurende de proef en kort daarna waren alle frisch en gezond, en evenzoo gedurende de volgende weken, tot aan de sluiting der

waarnemingen. Er is dus geen schadelijke werking waar te nemen geweest.

II. Wortels van in water met uitsluiting van den bodem gekweekte landplanten werden aan dezelfde proef onderworpen als in I:

Phaseolus vulgaris, Agrostemma Githago, Secale Cereale.

Ook hier was zoowel kort na de proef, als na een paar weken geen verandering in hun normalen groei waar te nemen.

III. Takken van de volgende slootplanten werden aan dezelfde proef onderworpen:

Myriophyllum spicatum, Ceratophyllum submersum, Potamogeton crispus, P. perfoliatus.

Na ruim eene week waren zij frisch, en toonde ook het microscopisch onderzoek geen verandering.

IV. Hydrodictyon utriculatum (jonge exempl.), Oedogonium en Spirogyra ondergingen dezelfde proef, met dit onderscheid, dat detemperatuur van het warme water telkens slechts 40° was. Vier dagen na de proef werden zij in het zonlicht geplaatst en zonderden H. en O. rijkelijk zuurstof af. Van Spirogyra was dit niet waar te nemen, daar slechts betrekkelijk weinig draden onder de andere verspreid waren; zij vertoonden zich echter ook na eene week onder het microscoop frisch en turgescent, evenals de beide andere soorten.

Deze onderzoekingen leiden eenstemmig tot de conclusie, dat temperatuursveranderingen, hoe groot en snel zij ook wezen mogen, zoo zij beneden de voor het leven der planten gevonden hoogste grens, en boven het vriespunt blijven, rechtstreeks geen nadeelige werking op het leven der planten hebben. Dus wordt haar de pag. 25 besproken stelling van Karsten voldoende weêrlegd.

Nadeelig kan een aanzienlijke temperatuursverandering in water dan werken, als zij infiltratie tengevolge heeft. Als bij 44° de lucht der intercellulaire ruimten tengevolge der uitzetting ten deele verdreven is, en dan bij 0° door water vervangen wordt, zal het o. a. van de hoeveelheid van het bij 0° opgenomene water afhangen, of deze verandering al of niet doodelijk is. Een vervanging van alle lucht door water toch, is in de meeste gevallen, vooral als het water niet spoedig door verdamping verwijderd wordt, doodelijk.

Voor de onderzoekingen in water van 0° en 44° behoort men steeds alleen zulke planten en organen te gebruiken, van welke men weet, dat die temperatuur voor hen onschadelijk is. Vele planten of plantenorganen toch verdragen een temperatuur van 44° in water niet.

§ 6.

Invloed op de beweging van het protoplasma.

In § 10*b* wordt aangetoond, dat de beweging van het protoplasma slechts binnen bepaalde temperatuurgrenzen plaats vindt, en dat tusschen deze de snelheid dier beweging des te grooter is, naarmate de temperatuur hooger is, behalve bij de het dichtst bij het maximum gelegen graden. De beweging wordt dus daar in hare afhankelijkheid van constant gedachte warmtegraden beschouwd; in deze § moet de invloed van de veranderingen der temperatuur besproken worden. Deze invloed is van tweeërlei aard: snelle temperatuursveranderingen kunnen ten eerste de snelheid der beweging en ten tweede den vorm van het protoplasma-net veranderen.

Uit onderzoekingen van Hofmeister [1]) is gebleken, dat snelle verwarming of verkoeling stilstand der beweging kan veroorzaken, ook dan als langzame verwarming of verkoeling tot dezelfde graden geen stilstand ten gevolge zou hebben. Bij constante inwerking der hoogere of lagere temperatuur houdt dan na eenigen tijd de stilstand op, en herneemt de beweging weldra de bij die temperatuur behoorende snelheid. Zoo toonden b. v. haren van Ecbalium agreste bij 16—17,5° levendige beweging, na snelle verwarming tot 40° stilstand, en na een verblijf van ½—2 uur bij deze temperatuur weder beweging, die sneller was dan de bij 16—17,5° waargenomene. In haren derzelfde plant, die na langzame verwarming tot 40° snelle protoplasma-beweging toonden, hield deze na plotselinge verkoeling tot 16° op, en herstelde zich eerst na 7 minuten. Een praeparaat van Nitella flexilis werd snel van 18,5° tot + 5° verkoeld, ten gevolge waarvan de beweging ophield, om zich na 15 minuten5—3,5° behouden te hebben weer te herstellen.

Is de temperatuursverandering niet zoo snel als in deze proeven, of omvat zij niet zoovele graden, dan neemt men niet een ophouden, maar een langzamer worden der beweging waar. Tot nu toe pleitte voor deze stelling slechts de volgende door Dutrochet [2]) medegedeelde waarneming, die, daar zij alleen stond, niet haar behoorlijke verklaring gevonden heeft. Bij verwarming van praeparaten van Nitella flexilis van 19° tot 27° werd de beweging in de centrale cellen eerst langzamer; na een constante inwerking van 27° gedurende twee uren was zij echter sneller geworden. Evenzoo veroor-

---

1) Hofmeister. Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. p. 53—55.

2) Dutrochet, < Comptes rendus. V. 1837. p. 777.

zaakte verwarming van 27° tot 34° en van 34° tot 40° eerst verlangzaming, doch daarna versnelling der beweging.

De juistheid der stelling heb ik door eenige onderzoekingen met de wortelharen van Hydrocharis Morsus Ranae trachten te bewijzen. Nadat van een wortelstuk, dat tusschen het voorwerpglas en het daaraan geluteerde dekglas in water lag, een haar gemerkt en het snelle terugvinden van dit haar onder het microscoop door een bepaalde plaatsing van de slede der voorwerptafel mogelijk gemaakt was, werd de snelheid der beweging bij de temperatuur van het vertrek bepaald. Daarna werd het voorwerp, terwijl het tusschen de beide glazen bleef, in warm water gebracht en dicht bij den bol van den thermometer gehouden, die de temperatuur van dit water aangaf. Na eenige minuten werd het voorwerpglas snel gedroogd en de snelheid der beweging weer bepaald. Toen het praeparaat de temperatuur van het vertrek had aangenomen, en de oorspronkelijke snelheid zich hersteld had, werd een tweede verwarming uitgevoerd en evenzoo een derde: 1)

Zoo werd 1 mm. bij 21,7° doorloopen in 205 sec.
Na verwarming tot 28,2° „ „ 226 „
„ „ „ 33,0° „ „ 240 „
Bij een ander haar werd
1 mm. bij 20,8° „ „ 164 „
Na verwarming tot 27,1° „ „ 203 „
„ „ „ 34,0° stond de beweging stil.
Evenzoo bij een derde haar:
1 mm. werd bij 20,8° doorloopen in 99 sec.
Na verwarming tot 24,3° „ „ 126 „
„ „ „ 33,1° stond de beweging stil.

Dus hoe meer graden de temperatuursverandering omvat, hoe aanzienlijker de verlangzaming der beweging is.

Een dergelijke vertraging der beweging vond ik ook als de wortelharen snel verkoeld werden. Haren, waarin bij 22,0° de snelheid gemiddeld 1 mm. in de 174 sec. was, vertoonden na langzame verwarming tot 28,4°, waarbij de snelheid toenam, en snelle verkoeling tot 22,0° slechts een snelheid van 1 mm. in de 198 sec. Na langzame verwarming tot 40° en snelle verkoeling tot 22,0°: 1 mm. in de 230 sec.; na een verkoeling van 42,5° tot 22,0° stond de beweging stil.

1) De opgegeven getallen zijn gemiddelden en berekend naar de waarneming van den tijd, die dicht bij den wand van het protoplasma liggende korreltjes noodig hadden om 1 afdeeling van een oculair-micrometer (= $^1/_{32}$ mm. van het voorwerp) bij 320-malige vergrooting te doorloopen.

In de haren van landplanten belette de groote ongelijkmatigheid der beweging de herhaling van deze waarnemingen 1).

De veranderingen van den vorm van het protoplasma-net, die door snelle temperatuursveranderingen veroorzaakt worden, bestaan voornamelijk in het eenvoudiger worden van het netwerk, het dikker en rozenkransvormig worden der afzonderlijke strengen, of in de vorming van een gelijkmatig wandbelegsel, zonder draden door den celinhoud heen. Als de nieuw ontstane temperatuur binnen de grenzen der protoplasma-beweging ligt en gedurende eenigen tijd constant ingewerkt heeft, neemt het protoplasma zijn oorspronkelijken vorm weder aan; ligt de nieuwe temperatuur buiten die grenzen, dan vertoont het herstel van den vorm zich eerst bij gunstiger temperaturen 2). Zoo vond Hofmeister, dat in een haar van Ecbalium agreste, waarin na 12 minuten verblijven bij 40° het protoplasma-net tot een opeenhooping rondom de kern, en vijf dikke balken vervormd was, na 1½ uur bij die temperatuur gebleven te zijn, een nieuw net ontstaan was, waarin levendige beweging werd waargenomen. Dezelfde tijdelijke vormsverandering van het protoplasma werd door een verwarming tot 45° veroorzaakt.

Sachs 3) nam dergelijke vormsveranderingen in de haren van Cucurbita Pepo, Solanum Lycopersicum e. a. waar, nadat deze snel tot even boven de temperatuurgrens der protoplasma-beweging verwarmd waren; bij verkoeling herstelde zich steeds de oorspronkelijke vorm.

Snelle verkoeling in lucht van de haren van meeldraden van Tradescantia virginica, tot verscheidene graden onder 0°, heft eveneens den oorspronkelijken vorm van het protoplasma tijdelijk op, de strengen vallen tot kogelvormige massa's uiteen, of trekken zich in het wandbekleedsel terug 4). Na verwarming beginnen de kogels zich eerst in de rondte te bewegen en smelten daarna tot een nieuw net te zamen.

§ 7.

Indirecte gevolgen.

Ofschoon de indirecte gevolgen van temperatuursveranderingen evenmin als die van de temperatuur in het algemeen, tot het onder-

---

1) Zie hieromtrent Sachs, Handbuch. p. 455.
2) Hofmeister, l. c. p. 54—58.
3) Sachs, < Flora. 1864. p. 65 sqq.
4) Kühne, Das Protoplasma. 1864. p. 101.

werp van deze verhandeling behooren, mogen zij toch om hunne belangrijkheid voor het plantenleven hier in het kort aangeduid worden. De beide voornaamste zijn dat van de veranderingen der vochtigheid van den dampkring bij verandering der temperatuur, en de door snel ontdooien veroorzaakte dood der planten.

Het is bekend, dat in den zomer, wanneer gedurende een lange droogte aan den grond geen water toegevoerd is, vele planten toch frisch en krachtig zijn en niet verwelken, niettegenstaande haar voortdurend door verdamping water onttrokken wordt. Het zoo verlorene water moeten de planten door hare wortels uit den bodem opnemen. Deze bevat overdag geen vloeibaar water, doch slechts het hygroscopisch gebondene, dat voor de plant van geen nut is, daar zij het niet aan den grond ontnemen kan [1]). Wanneer nu des avonds de temperatuur daalt en de lucht dus al meer en meer met waterdamp verzadigd wordt, zal ook de aarde zich met hygroscopisch gebonden water verzadigen, totdat eens een oogenblik komt, dat zij geen water meer aan de oppervlakten harer deeltjes verdichten kan. Blijft nu de temperatuur dalen, dan gaat een gedeelte van den waterdamp der hiermede verzadigde capillaire bodemruimten in vloeibaar water over. Dit wordt door de planten opgezogen en hiermede herstellen zij het overdag geleden verlies.

Dat een plant maanden lang frisch kan blijven in een grond, waaraan door de verdamping van de plant steeds water onttrokken, doch waaraan nooit vloeibaar water, maar alleen waterdamp toegevoerd wordt, heeft Sachs [2]) door een rechtstreeksche proef met Phaseolus multiflorus bewezen.

De luchtwortels van Orchideeën, Bromeliaceeën en andere tropische epiphyten kunnen evenmin dampvormig water uit den atmospheer opnemen. Ook bij hen is het dus een vereischte, dat er veranderingen in de temperatuur der hun omgevende lucht plaats hebben, zóó, dat bij het dalen van deze, water uit den met waterdamp verzadigden atmospheer aan hunne oppervlakte in vloeibaren toestand wordt afgezet, hetwelk dan door de wortelcellen opgenomen en aan de overige deelen der plant toegevoerd wordt.

In § 3 is aangetoond, dat planten zonder schade voor haar leven bevriezen kunnen, en dat zij na langzaam ontdooid te zijn, haar levensfunctiën voortzetten, doch door snel ontdooien meestal gedood worden, welk laatste verschijnsel doodvriezen (Erfrieren)

---

1) Schumacher, Die Diffusion. 1861. p. 193.

2) Sachs, < Landwirthsch. Versuchsst, I. 1860. p. 236.

genoemd wordt [1]). Of een plant bij het ontdooien sterft of blijft leven, hangt dus van de snelheid der temperatuursverandering af, en de omstandigheden, die op het doodvriezen van invloed zijn, behooren dus hier besproken te worden. De beschrijving der eigenschappen der doodgevroren deelen, die deels door het verlies der spanning en de vergrooting der permeabiliteit van den celwand, deels door nog onbekende veranderingen van het protoplasma veroorzaakt worden, ligt echter buiten de grenzen dezer verhandeling [2]).

In bevroren toestand zijn de celinhouden en celwanden waterarm, doch bevatten geen ijs. Hun watergehalte daalt met de temperatuur. In de intercellulaire ruimten bevinden zich de ijskristallen, wier gezamenlijk volumen des te grooter is, naarmate het weefsel oorspronkelijk meer water bevatte, en naarmate de temperatuur lager is. Bij het ontdooien gaat dit ijs in water over; geschiedt dit langzaam, dan imbibeeren celwand en celinhoud zich langzaam, waarbij ze hun moleculairen toestand hernemen, zooals die vroeger was; geschiedt het snel, dan zijn ze na het ontdooien veranderd. Waarom het snel opnemen van water deze veranderingen ten gevolge heeft is nog onbekend.

Alle oorzaken, die het opnemen van water sneller maken, zullen de kans om dood te vriezen vermeerderen, dus 1e. het ontdooien in en omgeving van hooger temperatuur, 2e. het snel ontdooien van een lager temperatuur af, 3e. een grooter watergehalte vóór het bevriezen.

Bevroren planten blijven, bij 1—2° ontdooid, bijna altijd in leven, bij 10—20° ontdooid sterven echter de meeste. Worden bevroren plantendeelen door de zonnestralen getroffen, dan sterven zij; bedekte of in de schaduw staande blijven levend. Verwarmt men een gedeelte van een bevroren blad door aanraking met de vingers, dan sterft dit gedeelte bijna altijd, ook dan, als het overige bij langzaam ontdooien in leven blijft. Bieten en meloenschijven kunnen bij het ontdooien levend blijven, zoo dit in smeltend ijs geschiedt [3]). Deze en een aantal andere in de litteratuur verspreide en gemakkelijk te herhalen waarnemingen bewijzen den invloed van het snelle ontdooien voldoende.

---

1) Rauwenhoff, Over het bevriezen van planten. < Jaarb. der K. Nederl. Maatschappij van Tuinbouw te Rotterdam. 1863. p. 37.

2) Zij is gegeven door Sachs, < Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860. I. p. 1 sqq. en door Rauwenhoff, l. c. p. 34—67.

3) Sachs, < Landw. Versuchsstat. Bd. II. 1862. p. 177.

Vele planten kunnen door snel ontdooien niet gedood worden. Zoo bracht Göppert 1) Lamium purpureum, Stellaria media, Capsella bursa Pastoris en andere soorten, nadat zij bij 4—5° bevroren waren, in lucht van 22,5°, waar zij zonder schade ontdooiden. Evenzoo kunnen hout en korstmossen snel ontdooien zonder te sterven 2).

De invloed van de temperatuur, die de planten bij het begin van het ontdooien hebben, blijkt o. a. uit de volgende waarneming van Göppert 3): Senecio vulgaris en Chelidonium majus, die bij 7,5—15° bevroren waren, ontdooien zonder schade, bij 22,6° bevroren stierven zij, toen zij in lucht van + 6° gebracht waren.

Jongere deelen vriezen lichter dood dan oudere, kruidachtige eerder dan houtige 4), daar zij meer vocht bevatten; om dezelfde reden lijden de jonge deelen van Pinus-soorten van voorjaarsnachtvorsten, terwijl de boomen zelve des winters onbeschadigd blijven. Ook worden drooge zaden door snelle temperatuursveranderingen om het vriespunt veel minder geschaad dan met vocht verzadigde 4).

De volgende waarnemingen schijnen nog onder deze derde categorie te behooren Göppert 5) liet Senecio vulgaris, Fumaria officinalis en Poa annua, nadat zij bij —11° bevroren en daarna zonder schade ontdooid waren, gedurende 14 dagen bij 15—22° voortleven, waardoor haar turgor, en dus haar watergehalte toenam. Nadat zij toen weer (bij —9,5°) bevroren waren, stierven zij bij het ontdooien, terwijl andere, eveneens bij —9,5° bevroren planten derzelfde soorten in dezelfde ruimte zonder schade de luchttemperatuur aannamen. Schumacher 6) zag, dat op een in den herfst sterk bemest veld de Winterrapen door de winterkoude geheel te niet gingen, terwijl daarnaast op een veronachtzaamd stuk land de veel schraler ontwikkelde planten van de vorst geen schade leden.

Uit de hierboven gegeven beschrijving van het doodvriezen volgt, dat bevroren planten door snelle verwarming ook dan gedood kunnen worden, wanneer deze laatste het vriespunt harer sappen niet bereikt. Hiertoe is alleen noodig dat er genoeg ijs in water overgaat, om vóór het ontdooien van al het ijs zooveel water in korten tijd te leveren, als door de cellen niet meer zonder schade voor haar leven

1) Göppert, Wärme-Entwickelung. 1830. p. 62.
2) Sachs, < Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860. I. p. 1 sqq.
3) Göppert, l. c. p. 66.
4) Göppert, l. c. p. 45—41. 5) l. c. p. 63.
6) Schumacher, Die Diffusion. 1861. p. 233.

kan opgenomen worden. Hieromtrent zijn echter nog geen onderzoekingen gedaan. Bij proeven over het ontdooien van bevroren planten moet men wel op deze omstandigheid letten, daar b. v. een bij zeer lage temperatuur bevroren plant plotseling in een omgeving van —2° gebracht en daarna door langzame verwarming ontdooid, tengevolge der eerste behandeling kan gestorven zijn, ook dan wanneer de laatste op zich zelf den dood niet tengevolge zou hebben.

IV. AFHANKELIJKHEID DER AFZONDERLIJKE LEVENSVERSCHIJNSELEN VAN DE TEMPERATUUR.

A. Physische verschijnselen.

§ 8.

Uitzetting.

Evenals alle vaste lichamen bij verwarming hun volumen vergrooten, doen dit ook de cellen en weefsels der planten, en even als de ongelijk-assige kristallen zich in verschillende richtingen ongelijk uitzetten, moeten ook de celwanden van protaxone [1] cellen, die uit dergelijke kristallen in regelmatige rangschikking bestaan, in verschillende richtingen ongelijke lineaire uitzettingscoëfficienten bezitten. Bij homaxone en polyaxone cellen, dus o. a. bij vele parenchymweefsels, zullen de uitzettings-coëfficienten in alle richtingen dezelfde zijn.

Een onderzoeking omtrent de absolute grootte en de verhouding der lineaire uitzettings-coëfficienten van verschillende houtsoorten is door Villari [2] volbracht. Hij gebruikte houtstaven, die parallel met, en andere, die loodrecht op de richting der vezels gesneden waren, en bracht deze in een cilinder met dubbelen wand. Tusschen de beide wanden van den cilinder werd warm water of warme olie gebracht, om den toestel te verwarmen. Hij onderzocht het hout in met water doordrenkten toestand, zoodat bij verwarming steeds water als damp ontweek. Om den invloed hiervan zoo gering mogelijk te maken, verwarmde hij de staven snel na haar lengte bij 0° gemeten te hebben, mat ze bij 35° en verkoelde ze eveneens snel tot 0°, waarna de meting herhaald werd. Het gemiddelde der beide

---

1) Zie Haeckel, Generelle Morphologie. 1866. I. p. 406.
2) Villari, < Pogg. Ann. 133. 1868. p. 400.

bij 0° gevonden lengten, werd dan als werkelijke lengte de grondslag der berekening.

De volgende tabel bevat de naar deze methode gevondene lineaire uitzettings-coëfficienten voor 1° van verschillende houtsoorten. De opgegeven waarden zijn gemiddelden uit verscheidene metingen.

SOORTEN.	Loodrecht op de vezels.	Evenwijdig met de vezels.	Verhouding.
Buks.	0,0000614	0,00000257	25 : 1
Zilverspar.	0,0000584	0,00000371	16 : 1
Eik.	0,0000544	0,00000492	12 : 1
Mahoni.	0,0000404	0,00000361	12 : 1
Yp.	0,0000443	0,00000565	11 : 1
Populier.	0,0000365	0,00000385	9 : 1
Ahorn.	0,0000484	0,00000638	8 : 1
Noteboom.	0,0000484	0,00000355	8 : 1
Spar.	0,0000341	0,00000541	6 : 1
Tamme Kastanje.	0,0000325	0,00000649	5 : 1

Loodrecht op de vezels zetten zich de houtsoorten dus veel sterker uit dan evenwijdig met deze.

De eerste der beide opgegeven coëfficienten is grooter, dan eenige bekende lineaire uitzettings-coëfficient, de laatste kleiner dan de meeste andere.

In droogen toestand is de uitzettings-coëfficient voor 1° voor Dennehout evenwijdig met de vezels, volgens Kater 1) = 0,0000040039 en volgens Struve 2) = 0,0000052099.

Uitzettings-coëfficienten van andere weefsels dan hout zijn nog niet onderzocht.

Grondweefsel bevat in de intercellulaire ruimten, en strengweefsel, als het tot hout is overgegaan, in de lumina zijner cellen lucht. Bij verwarming van het weefsel zet deze lucht zich uit en verlaat dientengevolge ten deele het weefsel, zooals men dit algemeen bij dompeling van luchthoudende plantendeelen in water van 35—45° waarneemt. Bevatten de genoemde ruimten behalve luchtblazen ook nog water, dan wordt door de uitzetting der luchtblazen

1) Kater, < Nicholl's Journ. Vol. XX (geciteerd door Caspary, < Bot. Ztg. 1855. p. 494).

2) Struve, Beschreibung dess grossen Refractors der Sternwarte zu Dorpat, 1825 p. 4 (geciteerd als boven).

water uitgeperst. Dit heeft een gewichtsverlies van het weefsel ten gevolge.

Dit gewichtsverlies werd voor dood hout reeds geconstateerd door Du Hamel en Dalibard 1). Hartig 2) nam waar, dat uit twijgen van Populieren, Beuken en andere boomen, die juist vóór de sapstijging in het voorjaar afgesneden waren, bij verwarming met de hand water aan de wondvlakte uitvloeit. Sachs 3) onderwierp dit verschijnsel aan een uitvoeriger onderzoek. Hij bevond, dat stukken van de meest verschillende houtsoorten, na een maand of langer in water gelegen te hebben, telkens in gewicht verloren als zij in water van 25—50° gebracht werden, en weer zwaarder werden, als zij in koud water kwamen, ofschoon zij bij 25—50° niet met water verzadigd waren.

De volgende tabel bevat de uitkomsten zijner wegingen voor drie soorten. De eerste kolom geeft den tijd tusschen elke twee wegingen verloopen aan, de tweede temperatuur van het water, waarin de stukken zich zoolang bevonden; in de drie laatste zijn de gewichten in grammen opgegeven:

Tijd van het liggen in water.	Temperatuur.	Berk.	Beuk.	Eik.
5 uur.	0°	75,594	69,651	82,670
1/4 „	24	74,045	67,580	82,086
1/4 „	26	74,045	67,580	82,086
1/4 „	0	79,692	72,899	84,712
16 „	0	82,917	75,604	86,755
1/2 „	24	79,959	72,628	85,879
1/2 „	24	79,677	72,110	85,296
1/2 „	0	83,902	75,475	87,191
4 „	0	85,451	77,673	87,630
1/2 „	24	82,494	74,051	86,171

Uit deze en een reeks van andere proeven blijkt verder, dat er veel meer water bij de verwarming uitvloeit, dat ten gevolge van de uitzetting van het water verloren kan worden. Bij de verwaming traden met het water steeds luchtblazen uit.

1) Du Hamel en Dalibard (geciteerd door Sachs, < Bot. Ztg. 1860. p. 253.)
2) Hartig, < Bot. Ztg. 1853. p. 313.
3) Sachs, Quellungserscheinungen an Hölzern, < Bot. Ztg. 1860. p. 253.

Hofmeister 1) bepaalde het gewicht van een stuk Dennehout bij 0°, bij 55° en bij 100° herhaalde malen, terwijl het tusschen elke drie wegingen eenige uren gekookt werd om de lucht te verdrijven. Weldra gaven de wegingen, die in water volbracht werden, bij een absoluut gewicht van het stuk hout van 6,736 gr. in lucht en 0,775 gr. in koud water, een verschil van 0,1 gr. in het koude en in het warme water, doch bij voortzetting der proef verminderde dit verschil tot op 0,04 gr., welke nog steeds aan de onverdreven lucht moesten worden toegeschreven. Uit deze proef leidt Hofmeister af, dat het waterverlies bij verwarming en de opneming bij het verkoelen, zoo niet geheel, dan toch voor verre het grootste gedeelte, door de uitzetting en inkrimping der lucht veroorzaakt wordt.

Voor geheele boomstammen volgt hieruit 2), dat, als een stam ergens verkoeld wordt, het water naar deze plaats uit de andere deelen toestroomt; als een deel verwarmd wordt, zal het water van hier weggevoerd worden.

Een ander gevolg is het bloeden van boomstammen in sommige gevallen, zooals dit o. a. voor den Ahorn door Du Hamel 3) wordt aangegeven. Bij dezen loopt in het voorjaar, als de grond nog bevroren is, een groote hoeveelheid vocht uit insnijdingen in den stam, wanneer deze door de zon beschenen wordt.

Ook bij grondweefsels kan men dit gewichtsverlies waarnemen. Een schijf van een Roode Biet woog, na een dag in water gelegen te hebben, in frisschen toestand, 82,6 gr. Om de er nog ingebleven lucht grootendeels te verdrijven, bracht ik haar in water van 40°, waarin zij drie uur bleef; hierdoor veranderde haar gewicht niet. In water van 12° nam zij in 24 uur in gewicht tot 83,6 gr. toe. Zij had dus 1 gr. water opgenomen, en verloor dit bij 35° gedurende 3 uur weer.

Zooals in § 3 uitéëngezet is, kunnen planten zonder schade voor haar leven bevriezen. Hierbij gaat een deel van het imbibitie-water van het protoplasma en den celwand in ijskristallen over, die zich in de intercellulaire ruimten vormen. Het waterverlies heeft een vermindering van het volumen der weefsels en, tenzij de weefsels van elkander geïsoleerd worden 4), ook een volumenvermindering der organen ten gevolge. Om die verandering ten minste voor één

---

1) Hofmeister, Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit d. Säfte lebender Pflanzen, < Flora. 1862. p. 103.

2) Sachs, l. c. p. 262.

3) Du Hamel, Physique des arbres. 1758. II. p. 26.

4) Zie pag. 22.

richting na te gaan, liet Sachs [1]) bladstelen met de middennerf er aan van verschillende planten, na hen gemeten te hebben, bevriezen, en mat hen daarna voorzichtig in een koud vertrek, zoodat zij gedurende het meten bevroren bleven.

De volgende tabel bevat de gevonden lengten in millimeters en de daaruit berekende verkorting in percenten der oorspronkelijke lengte:

	Frisch.	Bevroren.	Verkorting.		Frisch.	Bevroren.	Verkorting.
Ranunculus repens	52	50,2	3,46 %	Tabak.	193	180	1,64 %
Allium Cepa (blad)	199	194	2,51	Roode Lupine.	71	70,3	0,99
Capsella.	82,5	80,5	2,42	Groene Kool.	208	206	0,96
Winterraap.	88	86	1,70	Ballota nigra.	135	134	0,73

De temperatuur, waarbij de planten bevroren en gemeten zijn, heeft op de voor de verkorting gevonden waarden grooten invloed, want hoe lager zij is, hoe meer ijs er zich vormt en hoe grooter dus het waterverlies der cellen zal zijn. Doch hieromtrent ontbreken nadere opgaven.

Aan prismatische stukken uit het weefsel van Bieten en Meloenen nam Sachs deze verkorting niet waar.

Als de verkorting aan verschillende zijden van een bladnerf of blad ongelijk is, zal het bevriezen een kromming van dit deel tengevolge hebben, concaaf naar de zijde der grootste verkorting. Zoo krommen zich de bladen van Rapen [2]), Euphorbia Lathyris [3]), Cheiranthus Cheiri [4]) en andere planten bij het bevriezen naar onderen concaaf, en wel des te sterker, naarmate de omgevende temperatuur lager is. Bij het ontdooien herstelt zich natuurlijk de gewone stand, en neemt men dus een beweging in tegenovergestelde richting waar. Ook bij boomtakken is dit verschijnsel waargenomen [5]).

1) Sachs, < Ber. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. I. 1860. p. 21.

2) Sachs, l. c. p. 22.

3) Bremer, De somno plantarum, < Amoen. acad. a C. Linné. Vol. IV. 1759. pag. 338.

4) Göppert, Wärme-Entwickelung. p. 12.

5) Caspary, Veränd. d. Richt. der Aeste holziger Gewächse, < The Intern. Hortic. Exhib. an bot, Congr. at London. 1866. p. 98.

Wanneer het imbibitie-water van de houtvezels van boomstammen bevriest, kunnen er vriesbarsten ontstaan, die door een in verschillende richtingen ongelijke inkrimping van het hout veroorzaakt worden, zooals uit hun verloop in radiale richting blijkt. Zoowel het verlies van imbibitie-water bij het bevriezen [1]), als de uitzettings-coëfficient van hout kunnen in tangentiale richting grooter zijn dan in radiale en zoo het verschijnsel veroorzaken. Daar deze beide punten echter nog niet proefondervindelijk onderzocht zijn, is de ware oorzaak der vriesbarsten nog onbekend [2]).

§ 9.

Verdamping.

De verdamping van een vloeistof neemt onder overigens gelijke omstandigheden met de temperatuur in snelheid toe, hetzij de vloeistof vrij of door een vast lichaam geïmbibeerd in aanraking is met een ruimte, die niet met haar damp verzadigd is. In de planten verdampt slechts water, dat door membranen geïmbibeerd is.

Om de afhankelijkheid van de verdamping van den warmtegraad bij planten proefondervindelijk aan te toonen, gebruikt men exemplaren, die in glazen potten groeien, welke door glazen deksels luchtdicht gesloten worden. De deksels laten slechts den stam der plant en den thermometer door. Er kan dus geen verdamping in de aarde der potten tot gewichtsverlies aanleiding geven. Als de planten steeds buiten de zon gehouden worden [3]) en de proef niet zoolang duurt, dat er zich nieuwe organen vormen, kan het gewichtsverlies zonder merkbare fout aan het gewicht van het door de bladen verdampte water gelijk gesteld worden. Wegingen der potten vóór het begin van elke proef en nadat ze gedurende bepaalden tijd in ruimten van verschillende temperatuur gestaan hebben, geven dus het gewicht van het bij die temperatuur verdampte water aan.

Nauwkeurige onderzoekingen over dit onderwerp ontbreken echter nog. Bij deze is het steeds een vereischte, dat zij met geheel gelijke bladen, of beter kort na elkander met hetzelfde blad of dezelfde plant genomen zijn, en dat steeds gelijktijdig de vochtigheid der lucht bepaald is [4]).

---

1) Zie pag. 26.

2) Zie Caspary, l. c.; Caspary, < Bot. Ztg. 1855. p. 449; 1857 p. 329; en Sachs, Lehrbuch der Botanik. 2e Aufl. 1870. p. 611, 616.

3) Zie p. 6.

4) Sachs, Handbuch. p. 228.

De invloed van de temperatuur der wortels op de verdamping der bladen is indirect, en behoort dus niet in deze paragraaf besproken te worden 1).

§ 10.

Imbibitie.

Imbibitie heet de eigenschap van vele vaste lichamen, om, als zij met een vloeistof in aanraking komen, een zekere hoeveelheid van deze in hunne poriën op te nemen en vast te houden. Is de vloeistof een mengsel, dan zal de verhouding der deelen in de geïmbibeerde vloeistof in den regel een andere zijn, dan die in de oorspronkelijke 2).

Zoowel de absolute hoeveelheid van het geïmbibeerde vocht, als de verhouding tusschen zijne samenstellende deelen (bij gelijke verhouding in de omgevende vloeistof) kan van de temperatuur afhankelijk zijn. Daarenboven hangt van de temperatuur af: 1e. de snelheid, waarmede een nog niet verzadigd lichaam de aangeboden vloeistof opneemt, en 2e. de snelheid, waarmede afwijkingen van den evenwichtstoestand tusschen de concentratie der geïmbibeerde vloeistof en die der omgevende, of tusschen de verschillende deelen der geïmbibeerde vloeistof opgeheven worden.

Noch in de physische, noch in de physiologische handboeken en tijdschriften heb ik eenige onderzoeking vermeld gevonden, die ten doel had een dezer vier vragen op te lossen. Het eenige, wat ik hieromtrent in de literatuur heb kunnen vinden, zijn een paar proeven van Schumacher over de tweede vraag, die ik weldra in haar geheel mede zal deelen.

Het spreekt van zelf dat de beantwoording dezer vragen noodig is, voordat men de afhankelijkheid der imbibitie-verschijnselen in het plantenleven van de temperatuur met vrucht kan trachten te verklaren. Tot nu toe vindt men omtrent dezen invloed slechts enkele waarnemingen, doch geen rechtstreeksche proeven vermeld. Van conclusiën, op de bij het bevriezen en ontdooien waargenomen feiten gebaseerd 3), moet hier natuurlijk afgezien worden. Hof-

1) Zie § 11 en § 12.

2) Zie Modderman, de Leer der Osmose. 1857. p. 135—144; Gunning, Ueber Imbibition thierischer Membranen, < Arch. f. Holl. Beiträge II. 1860. p. 245—259; Schumacher, Pflanzenphysik. Unters., Bot. Unters. a. d. Phys. Lab. in Berlin, II. 1866. p. 174.

3) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. p. 279.

meister vermeldt [1]) dat de naalden van Pinus excelsa en P. Strobus in den zomer des te slapper hangen, naarmate de temperatuur lager is, waaruit hij afleidt, dat hare celwanden bij hooger temperatuur meer vocht bevatten dan bij lager. Evenzoo meent Nägeli [2]), zonder hiervoor gronden aan te geven, dat het watergehalte van cellen met de temperatuur toe- en afneemt, doch Sachs [3]) hield dit (1862) nog niet voor bewezen.

Om zoo mogelijk tot het aanvullen dezer leemte bij te dragen heb ik een reeks van onderzoekingen met levende celwanden gedaan, die de beantwoording der eerste en derde vraag ten doel hadden. Voordat ik tot de beschrijving dezer proeven overga, wil ik echter de onderzoeking van Schumacher [4]) over de tweede vraag behandelen.

Schumacher overgoot collodiumhuid en boomwol met een oplossing van zuringzuur en bevond, dat beide de concentratie der oplossing verminderden, en dus zelve meer zuringzuur dan water in verhouding tot de oorspronkelijke vloeistof opnamen. Om de afhankelijkheid van dit verschijnsel van de temperatuur te bestudeeren, nam hij nu de volgende proeven:

I. 10 cc. collodium met 1,8 cc. vaste stof werden met 40 cc. zuringzuur-oplossing van 1,22% overgegoten. Van tijd tot tijd werden 10 cc. oplossing tot bepaling van het gehalte aan zuur er uitgenomen en telkens gerestitueerd. De volgende tabel bevat de uitkomsten van deze proef:

UREN.	Temperatuur.	Concentratie.	Geabsorbeerd zuringzuur.	Dus weer opgelost.
Bij het begin:		1,22 %		
8 uur later:	9—11°	1,14	0,039 gr.	
17 „ „	9—11	1,14	0,039	0 gr.
6½ „ „	38—50	1,17	0,025	+ 0,014
24 „ „	10—12,5	1,16	0,029	— 0,004
4 „ „	7,5—10	1,13	0,043	— 0,014

II. Boomwol in 100 cc. zuringzuur-oplossing van 1,499% gebracht, gaf de volgende resultaten:

1) Hofmeister, l. c.

2) Nägeli, < Sitzungsber. d. k. Bayr. Acad. 1861. I. p. 269.

3) Sachs, < Flora. 1862. p. 21.

4) Schumacher, l. c. p. 181—183.

UREN.	Temperatuur.	Concentratie.	Geabsorbeerd zuringzuur.	Dus weer opgelost.
Bij het begin:	kamertemp.	1,499 %		
6½ uur later:	38—50°	1,428	0,071 gr.	
24 » »	kamertemp.	1,452	0,047	+ 0,024 gr.
24 » »		1,441	0,058	— 0,011
24 » »	»	1,441	0,000	0

Bij hooger temperatuur bevatten deze stoffen dus minder zuringzuur dan bij lager, in betrekking tot het geïmbibeerde water.

Mijn eigen proeven werden naar de volgende methode genomen:

In krachtig groeiende internodiën bezit het parenchym, zooals bekend is, het streven zich te verlengen, waarin het echter door de epidermis tegengehouden wordt. Deze verhouding heeft een kromming van elke strook epidermis met parenchym, die uit zulk een internodium geïsoleerd wordt, ten gevolge, waarbij het parenchym zich aan de convexe zijde bevindt. Dit parenchym is niet met water verzadigd, doch kan hiervan nog opnemen, waardoor zijn lengte vergroot en dus de kromming der strook vermeerderd wordt. Niet zelden ziet men zulke strooken zich in water of zeer verdunde zoutoplossingen tot schroeflijnen inéén winden. De hoeveelheid water, die de epidermis zelve opneemt, is zeer gering. Uit de onderzoekingen van Hofmeister is gebleken[1], dat de oorzaak van deze spanningsverandering alleen in de celwanden gelegen is, en dat de spanning van den celinhoud geen invloed op den vorm van het geheele weefsel heeft. De schroefwindingen der strooken zijn dus het gevolg van de water-imbibitie der celwanden van het parenchym en elke oorzaak, die deze imbibitie verandert, zal door een verandering in de schroefwindingen bemerkbaar worden. Deze methode van waarnemingen laat, om straks te vermelden redenen, geen absolute bepaling der verlenging van het parenchym toe, doch kan daarentegen, waar dit gewenscht wordt, zeer kleine verschillen zichtbaar maken. De bijzonderheden der methode zijn verschillend naar gelang van de te beantwoorden vraag.

Bij het onderzoek over de vraag: of levende celwanden bij hooger temperatuur meer of minder water kunnen bevatten dan bij lager, stoot men op het bezwaar, dat het zeer moeilijk, ja wellicht onmogelijk is, een levende celwand zijn maximum van watergehalte te doen opnemen. Als namelijk een weefsel in water van een bepaalde

1) Hofmeister, < Flora. 1862. p. 508.

temperatuur voor het oog opgehouden heeft water op te nemen, volgt daar nog niet uit dat het zooveel water bevat, als het bij die temperatuur bevatten kan; evenals een zoutoplossing, die in aanraking met het zout in vasten toestand, dit niet meer in merkbare hoeveelheid opneemt, daarom nog niet verzadigd is. Ik moet mij dus hier beperken tot het onderzoek van celwanden, die zooveel water bevatten, als zij bij de aanwezige temperatuur kunnen opnemen.

I. Een strook parenchym en epidermis uit een jong stengellid van Valeriana officinalis vormde gedurende 15 uur in water van 15° drie windingen, en veranderde daarna gedurende 6 uur in water van 15° niet. In water van 43° wond zij zich in één uur zooveel verder, dat het vrije uiteinde (het andere was bevestigd) zich 3 mm. bewoog. Gedurende 12 uur in water van 15° verloor zij deze sterkere winding niet.

II. Een dergelijke strook had na 5 uur in water van 20° opgehouden zich te winden, vormde echter in water van 44° in 10 minuten nog een halve winding er bij, doch ontwond zich in koud water niet weer. Hetzelfde nam ik ook bij andere strooken waar.

III. Strooken epidermis en parenchym, geïsoleerd uit jonge stengeldeelen van: Taraxacum officinale, Oenanthe fistulosa, Silaus tenuifolius, Stachys setifera en Veronica Buxbaumii toonden na 12 uur in water van 20° gelegen te hebben, bij die temperatuur in 5 uur geen toename harer windingen. Een uur lang in water van 40° gehouden namen zij alle duidelijk in winding toe, waarna zij in water van 20° den eenmaal verkregen vorm gedurende eenige uren behielden, en dus het opgenomen water niet weer verloren.

In al deze gevallen kunnen celwanden bij hooger temperatuur meer water opnemen dan bij lagere, doch verliezen het eenmaal opgenomene bij verkoeling niet weer.

Voordat ik overga tot de beantwoording der vraag, hoe de snelheid, waarmede niet met water verzadigde celwanden water opnemen, van de temperatuur afhangt, is het noodig na te gaan hoe deze snelheid van de reeds opgenomen hoeveelheid vocht afhangt. Verder behoort onderzocht te worden, welke voorwaarden daarenboven aan de proeven gesteld moeten worden.

De snelheid, waarmede vocht geïmbibeerd wordt, is des te grooter, naarmate de afstand van den toestand van verzadiging grooter is. Dit kan eenvoudig geconstateerd worden, door het aantal windingen van strooken epidermis en parenchym vóór het brengen in water, en daarna b. v. om de 5 minuten te bepalen. Bij alle voor

de volgende proeven gebruikte soorten vond ik de snelheid in het begin der proef het grootste, en daarna langzaam afnemende. Eenige proeven met jonge internodiën van Oenanthe fistulosa mogen als voorbeeld dienen:

Uit stukken van 100 mm. lengte werden strooken van 1—2 mm. breedte geïsoleerd. Zij wonden zich reeds onder het bereiden. Het aantal dezer windingen werd opgeteekend, en na het brengen in water van 16° werd het aantal windingen om de 5 minuten in geheelen en achtste deelen bepaald. De volgende tabel bevat de uitkomsten voor drie zoodanige strooken. De tweede regel bevat telkens de toename gedurende de laatste 5 minuten.

Na x minuten.	0	5	10	15	20	25	30	45	60
I.	1—6[1])	7—5	9—3	10—0	10—2	10—4	10—5	12—0	12—2
Diff.		5—7	1—6	0—5	0—2	0—2	0—1	0—1	0—0,7
II.	2—0	5—5	6—7	7—4	7—7	8—1	8—2	8—4	
Diff.		3—5	1—2	0—5	0—3	0—2	0—1	0—0,7	
III.	2—1	6—7	8—0	9—0	9—6	10—2	10—4	11—1	11—3
Diff.		4—6	1—1	1—0	0—6	0—4	0—2	0—1,7	0—0,7

Niet altijd is echter het afnemen der verschillen zoo geheel regelmatig als in deze voorbeelden.

Verdere omstandigheden, waarop bij deze proeven gelet moet worden, zijn de volgende: 1e. De breedte der strooken is van invloed op het aantal windingen. Hoe breeder de strook, hoe geringer het aantal windingen, wanneer de strooken even lang en uit hetzelfde internodium genomen zijn. Strooken voor vergelijkende proeven moeten dus even breed zijn. Tevens belet deze omstandigheid de absolute verlengings coëfficient van het parenchym uit een mathematische berekening der schroeflijn af te leiden. 2e. Ook de ouderdom van het internodium heeft invloed, en wel zóó, dat, tenzij men al te jonge deelen gebruikt, het aantal windingen, ceteris paribus, des te kleiner is, naarmate het onderzochte stuk ouder is. Om deze omstandigheid te elimineeren, moeten strooken voor vergelijkende proeven dus steeds uit hetzelfde internodium en op dezelfde hoogte genomen worden, iets waardoor men zeer in den omvang der proeven beperkt wordt, daar meestal slechts 3 of 4 zulke strooken uit

1) In deze en de volgende tabellen dezer paragraaf, geeft het voor het teeken — staande cijfer het aantal geheele windingen, het daarachterstaande cijfer het aantal achtste deelen van windingen aan; 1—6 b.v., beteekent dus $1\,{}^{6}/_{8}$ omgang der schroeflijn.

één internodium verkregen kunnen worden. 3e. Om individueele verschillen te elimineeren is het verder wenschelijk gemiddelden te gebruiken. In plaats van deze zal ik echter steeds de sommen opgeven hetgeen even goed is, daar in elke reeks steeds het aantal en de lengte der gebruikte strooken voor de verschillende proeven met één plantensoort gelijk zijn.

Ook in zoutoplossingen neemt het parenchym in lengte toe, doch des te minder, naarmate de oplossing meer geconcentreerd is. De volgende proef kan dit aantoonen. Vijf jonge internodiën van Oenanthe fistulosa, alle op 100 mm. lengte afgesneden, werden elk in vier even breede strooken gesplitst. Nadat de windingen vóór het brengen in zoutoplossing geteld waren, werd van elk internodium één strook in chloornatrium-oplossing van 0,25% gebracht. Evenzoo van elk één in NaCl.-oplossing van 0,5%, één in NaCl. van 0,75% en één in NaCl. van 1,0%. Na één uur en na twee uur werden de windingen geteld; hare sommen bevat de volgende tabel: (Temperatuur 20°)

	0,25 %	0,5 %	0,75 %	1,0 %
Vóór.	1—6	2—1	2—2	1—7
Na 1 uur.	8—6	7—0	4—4	4—3
Na 2 uur.	9—2	8—2	4—6	4—5

Dus hoe hooger concentratie, hoe minder vocht de celwanden imbibeeren. Bij 5% en hooger vindt men een verlies van vocht en dus een ontwinden.

Uit het voorgaande kunnen twee methoden afgeleid worden om den invloed der temperatuur op de snelheid, waarmede celwanden zich in water of zoutoplossing imbibeeren, aan te toonen: 1e. men vergelijkt gelijke strooken uit hetzelfde internodium, die bij verschillende temperaturen zich imbibeeren; 2e. men gebruikt slechts een strook, laat deze zich bij een bepaalde temperatuur imbibeeren en bepaalt na verloop van eenigen tijd de snelheid van het opnemen van water, dus b. v. de verlenging in een half uur. Dan brengt men de strook in water van hooger of lager temperatuur en ziet na een half uur of de snelheid grooter was dan in het voorgaande half uur. Is dit het geval, dan volgt hieruit, daar de snelheid bij gelijke temperatuur hoe langer hoe kleiner wordt, dat de snelheid bij de laatst gebruikte temperatuur grooter is, dan bij de eerst gebruikte. Beide methoden heb ik steeds gevolgd.

I. Jonge stengeldeelen van Valeriana officinalis, genomen onder inflorescentiën, wier eerste bloemen zich juist geopend hadden, werden volgens beide methoden onderzocht. De resultaten der proef bevat de volgende tabel; de inrichting was deze: Uit elk stengeldeel (I—V) werd een stuk van de opgegeven lengte in 3 of 4 strooken gesplitst, die elk even lang als het oorspronkelijke stuk waren, en daaruit telkens de twee meest gelijke voor de proef uitgekozen. De eene strook (*a*) bleef één uur in water van 43°, daarna een half uur in water van 15°; de andere (*b*) één uur in water van 15°, daarna een half uur in water van 43°. Om het halve uur werd het aantal van hare windingen in geheelen en achtste deelen opgeteekend. Kolom D—C bevat de verlenging in het tweede half uur, kolom E—D die in het derde half uur, dus na de verandering der temperatuur.

Nummer.	Temperatuur		Oorspr. lengte.	Windingen na:				
	van het eerste uur. A.	van het laatste halve uur. B.	B′.	½ uur. C.	1 uur. D.	1½ uur. E.	D—C.	E—D.
I *a*.	43°	15°	28 mm.	2—0	2—1	2—1	0—1	0—0
b.	15	43	„	1—1	1—2	1—4	0—1	0—2
II *a*.	43	15	69	3—2	3—3	3—3	0—1	0—0
b.	15	43	„	1—7	2—0	3—3	0—1	1—3
III *a*.	43	15	75	7—4	8—2	8—4	0—6	0—2
b.	15	43	„	4—2	5—0	7—4	0—6	2—4
IV *a*.	43	15	60	3—0	3—4	3—4	0—4	0—0
b.	15	43	„	1—4	1—4	2—2	0—0	0—6
V *a*.	43	15	40	1—7	2—2	2—2	0—3	0—0
b.	15	43	„	1—6	1—6	2—0	0—0	0—2

Vergelijking van de in kolom C en D opgegeven getallen voor elke twee strooken van een zelfde internodium, toont aan, dat het aantal windingen, in gelijke tijden bereikt, bij 43° steeds hooger is dan bij 15°. Evenzoo toonen kolom D—C en E—D, dat de strooken *a* bijna alle bij 15° geen vocht meer opnamen, terwijl daarentegen in de strooken *b*, ten gevolge der grootere warmte, het opnemen van vocht in het laatste half uur aanmerkelijk sneller geschiedde. Het verschil tusschen de snelheid (na 1 uur liggen in water van 15°) bij 43° en die bij 15° is iets grooter, dan de hier opgegeven getallen aanwijzen, daar gelijkblijvende temperatuur de

snelheid bij 15° in het derde half uur kleiner zou geweest zijn, dan in het tweede.

Dus: hoe hooger temperatuur, hoe sneller de celwanden vocht opnemen.

II. Voor en aantal andere soorten vond ik hetzelfde resultaat. De volgens de eerste methode gewonnen uitkomsten bevat de volgende tabel, die de sommen der windingen voor telkens vijf 100 mm. lange strooken op dezelfde wijze als in I aangeeft. Uit elk gebruikt stengeldeel kwam één strook in het bij 40° onderzochte vijftal, één in dat voor 21°, één in dat voor 1°.

	Vóór.			Na ½ uur.			Na 1 uur.		
TEMPERATUUR:	40°	21°	1°	40°	21°	1°	40°	21°	1°
Taraxacum officinale.	1—0	1—3	2—1	28—1	23—1	20—5	31—5	26—2	21—6
Stachys excelsa.	1—5	1—5	1—6	15—2	13—0	8—7	16—2	14—2	10—1
Veronica Buxbaumii.	0	0	0	18—1	17—2	16—2	18—1	17—7	16—7
Althæa officinalis.	0—5	0—3	0—3	24—7	21—6	19—1			21—3
Cirsium tuberosum.		3—0	1—2		21—2	12—7			14—7
Chenopodium Quinoa.		1—6	1—1		27—0	16—0			21—4

Voor het onderzoek volgens de tweede methode werden de strooken, na een uur in water van 21° gelegen te hebben, in water van 40°, en andere, die een uur in water van 1° gelegen hadden, in water van 21° gebracht. De cijfers der volgende tabel zijn eveneens sommen der windingen van vijf, elk 100 mm. lange strooken. De beteekenis der kolommen is dezelfde als in de tabel op pag. 46.

SOORTEN.	TEMPERATUUR		WINDINGEN NA:				
	van het eerste uur. A.	van het laatste halve uur. B.	½ uur. C.	1 uur. D.	1½ uur. E.	D—C.	E—D.
Cirsium tuberosum.	21°	40°	21—2	22—2	24—7	1—0	2—5
Althæa officinalis.	21	40	21—6	23—0	25—7	1—2	2—7
Taraxacum officinale.	21	40	23—1	26—2	31—0	3—1	4—6
Stachys excelsa.	21	40	13—0	14—2	16—6	1—2	2—4
Veronica Buxbaumii.	21	40	17—2	17—7	19—2	0—5	1—3
Chenopodium Quinoa.	21	40	27—0	30—3	34—0	3—3	3—5

SOORTEN.	Temperatuur van het eerste uur A.	Temperatuur van het laatste halve uur. B.	Windingen na: ½ uur. C.	Windingen na: 1 uur. D.	Windingen na: 1½ uur. E.	D—C.	E—D.
Cirsium tuberosum.	1	21	12—7	14—7	17—0	2—0	2—1
Althæa officinalis.	1	21	19—1	21—3	24—3	2—2	3—0
Taraxacum officinale.	1	21	20—5	21—6	26—0	1—1	4—2
Stachys excelsa.	1	21	8—7	10—1	12—0	1—2	1—7
Veronica Buxbaumii.	1	21	16—2	16—7	17—7	0—5	1—0
Chenopodium Quinoa.	1	21	16—0	21—4	26—1	5—4	4—5

Beide tabellen toonen zeer duidelijk, dat bij alle onderzochte soorten de snelheid van imbibitie des te grooter is, naarmate de temperatuur hooger is.

III. Vijf 100 mm. lange stukken van jonge internodiën van Oenanthe fistulosa werden elk in 4 gelijke strooken gesplitst. Nadat de onder het praepareeren aangenomen windingen geteld waren, werden zij in vier afdeelingen van 5 strooken verdeeld, zóó, dat elke afdeeling uit elk internodium één strook bevatte. Daarna kwam afdeeling *a* in een oplossing van chloornatrium van 0,5% en 18—19° temp., bleef hier een uur en kwam toen in een gelijke oplossing van 40—41°; *b* kwam in NaCl.-oplossing van 0,5% van 40—41° en na één uur in een dergelijke oplossing van 18—19°; *c* bleef eerst een uur in water van 18—19°, daarna een half uur in water van 40—41°; *d* evenzoo, doch eerst bij 40—41°, daarna bij 18—19°. Om het halve uur werden de windingen geteld.

	NaCl.-opl. v. 0,5 %.				Water.			
Temperatuur van het begin:	18—19°		40—41°		18—19°		40—41°	
	Wind.	Diff.	Wind.	Diff.	Wind.	Diff.	Wind.	Diff.
Vóór.	5—0		5—7		6—2		5—6	
Na ½ uur.	13—5	7—7	20—2	14—3	34—0	27—6	35—1	29—8
Na 1 uur.	14—4	0—7	23—7	3—5	37—7	3—7	43—1	7—3
Na 1½ uur (and. temperatuur).	17—3	2—7	25—5	1—6	43—4	5—7	44—1	1—0

Deze tabel toont aan, 1e. dat zoowel in water, als in de zoutoplossing de snelheid bij hooger temperatuur grooter is, 2e. dat na

één uur de snelheid door verhooging van temperatuur in beide gevallen vergroot, door verlaging van temperatuur daarentegen verminderd wordt, 3e. dat bij gelijke temperatuur de snelheid in water grooter is dan in zoutoplossing.

IV. Van jonge internodiën van Oenanthe fistulosa werden stukken van 100 mm. elk in 4 even breede strooken gesplitst, en telkens de drie onderling het meest gelijke dezer strooken voor de proef gebruikt. De geheele onderzoeking bestond uit drie reeksen, elk met drie afzonderlijke proeven. Voor elke reeks werden 6 internodiën gebruikt (voor die met KNO_3 : 5.), van elk dezer werd voor elke der drie proeven één strook bestemd. Van elke reeks werd de eerste proef bij 40°, de tweede bij 21°, de derde bij 1° genomen. In de eerste reeks werden de strooken gebracht in oplossingen van Na_2SO_4 van 0,5 %, in de tweede van Na_2CO_3 van 0,5 %, en in de derde van KNO_3 van 0,5 %. De sommen der windingen van de volgens de eerste methode genomen proef bevat de volgende tabel:

Zoutopl. van 0,5 % :	Vóór.			Na ½ uur.			Na 1 uur.		
	40°	21°	1°	40°	21°	1°	40°	21°	1°
Na_2SO_4.	3—5	4—4	4—0	17—5	14—3	12—0	20—3	17—6	14—0
Na_2CO_3.	4—3	4—6	4—7	17—7	13—6	12—0	19—6	16—0	13—4
KNO_3.	5—1	3—4	3—5	16—6	15—7	15—2			

Voor het onderzoek volgens de tweede methode werden de strooken, na één uur in en zoutoplossing van 21° gelegen te hebben, in zoutoplossing van 40°, en andere, die één uur in een zoutoplossing van 1° gelegen hadden, in zoutoplossing van 21° gebracht en na een half uur onderzocht. Elke strook bleef gedurende de geheele proef in oplossingen van hetzelfde zout.

Zoutopl. van 0,5 % :	Temperatuur van het eerste uur. A.	Temperatuur van het laatste halve uur. B.	Windingen na: ½ uur C.	Windingen na: 1 uur. D.	Windingen na: 1½ uur. E.	D—C.	E—D.
Na_2CO_3.	21°	40°	13—6	16—6	18—3	2—2	2—3
Na_2CO_3.	1	21	12—0	13—4	15—5	1—4	2—1
Na_2SO_4.	1	21	12—0	14—0	17—7	2—0	3—7
KNO^3.	1	21	17—2	20—7	25—0	3—5	4—1

Beide tabellen toonen, dat, onafhankelijk van den aard der gebruikte zoutoplossing, de imbibitie-snelheid met de temperatuur toeneemt.

V. Van een internodium van Silaus tenuifolius werd een stuk van 100 mm. in vier strooken gesplitst. Van twee van deze, die gedurende 20 uur bij 20° met water verzadigd waren, had *a* 8—6 en *b* 8—0 windingen. Daarna bleef *a* gedurende 5 minuten in een oplossing van 10% NaCl. van 40°, *b* in een dergelijke oplossing van 22°. Hierdoor ontwonden zij zich tot 4—4, resp. 4—7 windingen. Dus verloren de celwanden bij hooger temperatuur hun imbibitie-water sneller dan bij lager.

VI. Op dezelfde wijze werden twee strooken uit een internodium van Oenanthe fistulosa behandeld. Windingen vóór het brengen in zout: *a* 10—0, *b* 9—0. Na 1 minuut in de oplossingen van 40° resp. 22° : *a* 8—0, *b* 7—7. Dus was de ontwinding bij hooger temperatuur weer sneller dan bij lager.

VII. Drie, elk 90 mm. lange stukken van jonge internodiën van Oenanthe fistulosa werden elk in vier strooken gesplitst, en daarvan de twee meest gelijke gebruikt. Na het bereiden bleven zij een uur in water van 21,2°. Daarna kwam uit elk stuk één strook in 2% NaCl.-oplossing van 40° (*a*), en uit elk één strook in 2% NaCl.-oplossing van 21,2° (*b*). Hierin ontwonden zij zich. Vóór het brengen in de zoutoplossing waren de sommen der windingen voor *a* 14—6, voor *b* 13—7. Na 3 minuten *a* 7—3, *b* 11—0. Na 10 minuten *a* 7—0, *b* 6—7. Na 1 uur *a* 7—0, *b* 5—7. Dus vond de ontwinding bij 40° in het begin sneller plaats dan bij 21,2°, en bereikte ook spoediger haar maximum.

De resultaten uit al deze proeven zijn dus de volgende:

Celwanden bevatten (zoolang zij leven) in met water verzadigden toestand des te meer water, naarmate zij bij hooger temperatuur verzadigd zijn.

Celwanden nemen water en zoutoplossingen (tot 1% en wellicht een weinig hooger) des te sneller op naarmate de temperatuur hooger is.

Celwanden geven hun imbibitie-water aan wateronttrekkende middelen des te sneller af, naarmate de temperatuur hooger is.

Uit de twee laatste resultaten volgt verder onmiddelijk:

Plaatselijke verstoringen van den evenwichtstoestand van het imbibitie-water in een systeem van celwanden worden des te sneller hersteld, naarmate de temperatuur hooger is.

Overeenkomstig hiermede zullen hoogst waarschijnlijk plaatse-

lijke verstoringen van den evenwichtstoestand der in de imbibitievloeistof opgelost zouten bij hooger temperatuur sneller hersteld worden dan bij lager.

In het algemeen neemt dus de snelheid van de imbibitiestroomen in de planten met de temperatuur toe.

§ 10.

Bijzondere imbibitie-verschijnselen van den celwand.

De imbibitie-verschijnselen van den celwand, omtrent welker afhankelijkheid van de temperatuur onderzoekingen gedaan zijn, zijn de periodische beweging der bladen en de prikkelbaarheid.

Omtrent de temperatuurgrenzen voor de prikkelbaarheid van de bladen van Mimosa pudica zijn uitvoerige onderzoekingen door Sachs 1) gedaan. Hij bevond, dat beneden 15° en boven 40° de gewoonlijk prikkelbare organen voor prikkels ongevoelig zijn. Voor de blaadjes en bladstelen komen deze grenzen niet volkomen met elkander overeen. De gevoeligheid gaat bij het overschrijden dezer grenzen niet plotseling verloren maar langzamerhand, en wel des te sneller naarmate de inwerkende temperatuur verder buiten de grenzen ligt. Evenzoo keert de gevoeligheid slechts langzamerhand terug, als de plant weer in een omgeving komt, die een gunstige temperatuur bezit.

De proeven, waaruit Sachs dit resultaat afleidt, zijn de volgende:

I. *Laagste grens.* In een vertrek, waar de temperatuur des nachts tot 10° daalde, waren de meeste planten van Mimosa over dag gevoelig, des morgens vroeg bij 10—11° echter zelfs in het zonlicht ongevoelig; soms was een temperatuur van 13,7° voldoende om haar ongevoelig te maken. Bij 15° waren de blaadjes ongevoelig; de geledingen der bladstelen echter gevoelig. Om den toestand van prikkelbaarheid in dien van ongevoeligheid over te doen gaan, is bij 8—12° korte tijd, bij 14° zeer lange tijd noodig. Een temperatuur van 15,5—17° bewerkt gedurende 5—6 dagen geen ongevoeligheid.

II. *Hoogste grens.* Verwarming der planten in lucht tot 30° gedurende drie uur bewerkte geen verandering. Bij een één uur lang in lucht van 40° gehouden exemplaar hield de prikkelbaarheid op, doch kwam bij 22° na 20 minuten terug. Na verwarming tot 45°

1) Sachs, Vorübergeh. Starrezustände period. bewegl. und reizb. Pflanzenorgane, < Flora. 1863. p. 449.

(½ uur) verliep voor het terugkomen van den gevoeligen toestand een langere tijd. Voor een bij 49° plotseling ongevoelig geworden exemplaar bedroeg deze tijd, nadat een kortstondige verwarming tot 50° had plaats gevonden 6 uur, onafhankelijk van den invloed van het licht. Bij 52° stierven de planten. Een uur bij 40°, of een half uur bij 45°, brengt dus een korte, 49—50° een plotseling optredende, lang aanhoudende ongevoeligheid tot stand.

III. Geschieden de proeven onder water, dan maakt 16° de bladen binnen ½ uur tijdelijk ongevoelig. Evenzoo 40°. Dus liggen de grenzen hier iets dichter bij elkander dan in lucht.

Een merkwaardig resultaat uit de in de aangehaalde verhandeling van Sachs meer uitvoerig beschreven proeven is, dat de blaadjes zich steeds sloten als de temperatuur 40° bereikte en bij hooger temperatuur gesloten bleven; bij 30° bleven zij geopend. Ook verkoeling in water van 16° had dit gevolg, ofschoon water van 22° geen invloed uitoefende. Nadat de temperatuur onder 40° gedaald of boven 16° gestegen was, hernamen de blaadjes hun dagstand na eenigen tijd. Hiermede komt wellicht de waarneming van Schnetzler [1]) overeen, die bevond, dat de meeldraden van Berberis vulgaris zich langzaam naar den stempel bewogen, als men er een druppel water van 35° op liet vallen, doch snel, als dit water 40° warm was, terwijl bij verkoeling na eenigen tijd de normale stand weer ingenomen werd.

Volgens Kabsch [2]) kan het gynostemium van Stylidium graminifolium in het licht bij 28° een belasting van 4—5 milligram bij prikkeling oplichten, en bij lager temperatuur slechts een geringer gewicht.

Omtrent den tijd gedurende welke een Mimosa, na inwerking van sterk licht, in het donker haar prikkelbaarheid en haar periodische bewegingen behoudt, zijn proeven door Dutrochet [3]) genomen, waaruit blijkt, dat deze tijd bij 25—31,2° 3 dagen bedraagt, bij 27—30° (waarbij de gemiddelde temperatuur lager was dan die der vorige proef) 4½ dag, bij 17,5—25° 10 dagen, bij 16,2—21,2° 11 dagen, bij 12,5—18,7° 15 dagen. Dus hoe hooger de temperatuur is, hoe sneller de ongevoeligheid en de stilstand der periodische bewegingen aanvangt.

---

1) Schnetzler, < Bibl. univ. d. Genève. XXXV. 1869. p. 21.

2) Kabsch, Bot. Ztg. 1861. p. 350.

3) Dutrochet, Mém. pour servir à l'hist. d. végét. et anim. I. p. 555, geciteerd door Sachs, l. c. p. 471.)

Minder uitvoerig zijn de proeven omtrent de afhankelijkheid van de periodische bewegingen van de temperatuur.

Bij Hedysarum gyrans vond Kabsch 1) het bestaan van een laagste grens, en constateerde hij daarenboven, dat boven deze grens de beweging der zijblaadjes des te sneller is, naarmate de temperatuur hooger is. Hij vond nl. bij 22° en lager volkomen rust, bij 23—24° een bijna onmerkbare beweging, bij 28—30° één omloop in de 3—4 minuten, bij 35° één in elke 85—90 seconden. Ook op het uur van den dag, waarop het eindblaadje zijn dagstand in nachtstand verandert, heeft de temperatuur invloed; bij 22° vindt dit 's avonds om 8 uur, bij 32—35° reeds om 4 uur plaats.

De invloed der temperatuur op zich periodisch bewegende bladen, zooals die bij Hedysarum waargenomen wordt, is geen algemeen verschijnsel. A. P. de Candolle 2) toch vond bij zijne onderzoekingen, dat de bladen van planten, die voor periodische bewegingen vatbaar zijn, zich op dezelfde uren van den dag openen en sluiten, wanneer zij in warme kassen staan, als wanneer zij zich buiten, in een omgeving van lager temperatuur, bevinden.

Over het zich openen en sluiten der bloemen bij rijzing of daling der temperatuur is door Fritsch 3) een lange reeks van waarnemingen in het licht gegeven. Volgens hem is de stand der bloembladen een functie der temperatuur en wordt door een temperatuursverandering slechts in zoo verre een beweging veroorzaakt, als deze noodig is om de bloembladen den met de nieuwe temperatuur overeenkomenden stand te doen aannemen. Als algemeen resultaat leidt hij uit de tabellen af: 1e. dat de temperatuur een grooter invloed op het verschijnsel bezit, dan het licht 4); 2e. dat een bepaald, voor elke soort verschillend minimum van temperatuur voor het opengaan der bloemen noodig is; 3e. dat boven dit minimum de hoek, dien de bloembladen met elkander maken, des te grooter is, naarmate de temperatuur hooger is, doch dat, 4e. boven een zekeren graad verhooging der temperatuur weer vermindering van den hoek, ja, als zij groot genoeg is, sluiting der bloemen ten gevolge heeft.

Rechtstreeksche proeven, door Hofmeister 5) genomen, toonen overeenkomstig hiermede, dat een kunstmatige temperatuursver-

---

1) Kabsch, l. c. p. 355.
2) A. P. de Candolle, Physiologie végétale. 1832. p. 859.
3) Fritsch, < Abh. d. k. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. VII. 1852. p. 261—425.
4) Fritsch, l. c. p. 307.
5) Hofmeister, < Flora. 1862. p. 516; Die Pflanzenzelle p. 299.

hooging opening, een temperatuursverlaging sluiting der bloemen veroorzaakt. Bij temperatuursveranderingen van ongeveer 4° kan men dit b. v. bij het bloemdek van Tulipa Gesneriana, of de blaadjes van het omwindsel en de randbloemen van Taraxacum officinale en andere Cichoraceeën waarnemen.

§ 10 *b.*

Bijzondere imbibitie-verschijnselen van het protoplasma. 1)

De beweging van het protoplasma vindt slechts tusschen bepaalde temperatuurgrenzen plaats, van welke de bovenste slechts weinig afwijkt van de grenstemperatuur, waarbij het leven nog mogelijk is, en dus voor in water liggende cellen eenige graden lager is dan in lucht, terwijl de onderste voor verschillende planten zeer uiteenloopt. Een kortstondige inwerking van, buiten de grenzen gelegene, niet doodelijke temperaturen doet de beweging tijdelijk stilstaan. Binnen deze grenzen neemt de snelheid met de temperatuur toe. Dicht bij de bovenste grens bewerkt een temperatuursverhooging echter dikwijls een verlangzaming der beweging.

De meest volledige waarneming over dit onderwerp is de volgende van Nägeli 2). Een eindcel van Nitella flexilis werd onder het microscoop tot 0° afgekoeld, waarbij geen beweging plaats vond. Als nu de temperatuur langzaam verhoogd werd, doorliep de protoplasma-stroom de ruimte van 0,1 mm. bij 1° in 60 seconden, bij 2° in 47, bij 5° in 24, bij 8° in 11,5, bij 10° in 8, bij 12° in 6, bij 14° in 5,4, bij 16° in 4,6, bij 18° in 4, bij 20° in 3,6, bij 24° in 2,8 bij 26° in 2,4, bij 28° in 2, bij 31° in 1,5, bij 34° in 1, bij 37° in 0,6 seconden. Bij een iets hoogere temperatuur hield de beweging geheel op. Zij begon bij verkoeling eerst langzaam, doch bereikte weldra de met de heerschende temperatuur overeenkomende snelheid. Uit de opgegeven cijfers blijkt, dat de versnelling voor 1° des te geringer is, naarmate de temperatuur hooger is.

Ook Dutrochet 3) vond bij Nitella flexilis de beweging in de centrale cellen des te sneller, naarmate de temperatuur hooger was.

---

1) Hofmeister, Die Lehre v. d. Pflanzenzelle. 1867. p. 47.
2) Nägeli, Beiträge zur Physiol. Bot. II. p. 77.
3) Dutrochet, Observ. sur le Chara flexilis, < Compt. rendus. 1837 V. p. 777.

Schultze 1) vond, dat in de parenchymcellen van Vallisneria spiralis en in de haren van Urtica en Tradescantia virginica de beweging met stijgende temperatuur tot 38—40° toeneemt, doch bij overschrijding van die graden weer langzamer wordt, totdat zij bij 44° (Urtica) ophoudt.

Sachs 2) zag in de haren van Cucurbita Pepo de beweging, bij verwarming gedurende één minuut in water van 47°, zeer langzaam worden; bleef het haar 2 minuten in het water van 47°, dan stond de beweging geheel stil, om na een half uur weer te beginnen. Een minuut in water van 48° verwarmd, vertoonden de haren een tijdelijken stilstand van twee uren. In lucht veroorzaakte een verwarming tot 50—51° (25 minuten) in dezelfde haren stilstand, na 4 uur bij 20° werd er echter weer beweging zichtbaar. In water doodt 50° deze haren bijna oogenblikkelijk. In haren van Tradescantia en van Brassica Napus bewerkt 49° in lucht gedurende 3 minuten een tijdelijken stilstand.

Schnetzler 3) vond voor de protoplasma-beweging in de bladen van Anacharis Alsinastrum het minimum bij 15°, het maximum bij 40°, terwijl de grootste snelheid bij 35° waargenomen werd.

Het is niet onwaarschijnlijk, dat de langzamere beweging bij nabij de grens gelegen temperaturen, niet een functie van deze, maar van de snelheid der temperatuursveranderingen is 4).

De laagste grens, waarbij de strooming nog plaats vindt, ligt voor haren van Cucurbita Pepo bij 17°, van Tradescantia virginica bij 13°, van Urtica pilulifera bij 15°, in de parenchymcellen van Vallisneria spiralis bij 16° 5), voor Nitella flexilis bij 0,5 6) en voor wortelharen van Hydrocharis Morsus Ranae bij 4° 7). Een langzamer verkoeling zou in al deze gevallen de grens iets lager hebben doen vinden. Nadat onder deze grens stilstand ontstaan is, herstelt de beweging bij gunstige temperaturen zich weder.

Zwermsporen van Chlamidococcus pluvialis en Stephanosphaera pluvialis bewogen zich bij 5° nog, doch daaronder niet meer 8).

---

1) Max Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden und d. Pflanzenzellen. 1863. p. 46.

2) Sachs, < Flora. 1864. p. 65 sqq.

3) Schnetzler, < Biblioth. univ. de Genève. XXXVI. p. 9.

4) Sachs, Handbuch. p. 71.

5) Hofmeister, Die Pflanzenzelle. p. 47.

6) Nägeli, l. c. p. 47.

7) Eigen waarneming.

8) Hofmeister, l. c. p. 47.

§ 11.

Osmose.

Het verschijnsel, dat twee vloeistoffen van verschillende qualitatieve of quantitatieve samenstelling, door een door haar bevochtigde membraan heen, zich met elkander mengen, noemt men osmose. Het eindresultaat der osmose is altijd de gelijke samenstelling en concentratie der vloeistoffen aan weerszijden van de membraan. Zoowel het oplossingsmiddel als elk der opgeloste stoffen beweegt zich zoolang door de membraan, als voor haar de gelijkheid van concentratie nog niet bereikt is. De snelheid van deze beweging neemt voor elke stof met de temperatuur toe. Of zij voor alle en onder alle omstandigheden volgens dezelfde wet toeneemt, is nog onbekend. De beweging van alle vochten in de planten geschiedt, met uitzondering van de in § 12 te behandelen sapstijging tengevolge van filtratie en enkele andere betrekkelijk zeldzaam voorkomende verschijnselen, door imbibitie en osmose. De eerste beweegt de vochten uitsluitend in de celwanden, de laatste bewerkt de vereffening van concentratie-verschillen der celinhouden. Daar nu de snelheid, met welke door beide het verbroken evenwicht hersteld wordt, met de temperatuur toeneemt 1), stijgt met deze algemeen de beweging der stoffen in de planten. De snelheid van alle chemische en verscheidene physische processen in de planten hangt van de snelheid af, waarmede de verbruikte stoffen voortdurend aangevoerd, en de gevormde stoffen, tenzij deze onoplosbaar zijn of het protoplasma niet kunnen doordringen, voortdurend weggevoerd worden. Dus oefent de temperatuur indirect een gunstigen invloed op deze processen uit, onafhankelijk daarvan, of zij ook rechtstreeks van haar afhangen.

Zoo b. v. bij de verdamping. Deze is sneller als de temperatuur van de intercellulaire ruimten hooger is, doch ook wanneer het watergehalte dezer cellen grooter is. Het watergehalte daalt door de verdamping; dit heeft osmose- en imbibitie-stroomen uit de niet verdampende cellen tengevolge, waardoor het waterverlies der verdampende cellen hersteld wordt. Daar nu deze stroomen bij hooger temperatuur sneller zijn, wordt het waterverlies dan vollediger hersteld. De verdamping is dus om een dubbele reden van de temperatuur afhankelijk.

---

1) Zie over de imbibitie § 10, pag 50.

Het door de verdamping in de bladen ontstane en door imbibitie en osmose naar de takken, den stengel en den wortel voortgeplante waterverlies wordt bij hooger temperatuur der wortels in deze sneller hersteld, daar zij dan sneller water opnemen. De stengel neemt dus uit den waterrijkeren wortel meer water op, en voert dit sneller door de takken naar de bladen, want hoe grooter het verschil in betrekkelijk watergehalte tusschen de bladcellen en de wortelcellen, hoe sneller de stroom, die het verbroken evenwicht tracht te herstellen. Een verhooging van de temperatuur der wortels versnelt dus de verdamping in de bladen, daar zij de imbibitie- en osmose-stroomen sneller maakt. Tegelijk wordt de kracht, waarmede de wortel het water omhoog perst, grooter. Omdat deze kracht waarschijnlijk in grooter mate van de temperatuur afhangt 1) dan de snelheid van osmose en imbitie, zullen de proeven en waarnemingen over dit onderwerp in de volgende paragraaf besproken worden.

Rechtstreeksche onderzoekingen omtrent de afhankelijkheid der osmotische verschijnselen in de planten van de temperatuur ontbreken vooralsnog.

§ 12.

Filtratie.

Filtratie is de beweging van een vloeistof door de poriën van een membraan heen, tengevolge van drukking. Omtrent den invloed der warmte op de filtratie zijn de beide volgende wetten bekend 2):

Hoe hooger de temperatuur, des te grooter is de filtratiesnelheid.

Met stijgende temperatuur daalt de concentratie van het filtraat van colloïdstoffen.

Het opstijgen van sappen uit de wortels van planten, wier geheele bebladerde stengel afgesneden is, is een gevolg der filtratie 3). De cellen, welke deze filtratie bewerken, moeten aan twee tegen elkander overgestelde zijden een verschillende permeabiliteit van den celwand, en in haar inhoud een opgeloste of opgezwollen stof met zeer groot osmotisch aequivalent bezitten. Deze laatste neemt water uit den bodem op, vergroot daardoor haar volumen, en oefent dus een drukking op den celwand uit. Zoodra deze drukking een bepaalde grootte bereikt, wordt er vocht door het meest permeabele

1) Schumacher, Die Diffusion. 1861. p. 222 sqq.
2) W. Schmidt, < Pogg. Ann. 114. 1861. p. 359, 373.
3) Hofmeister, < Flora. 1858. p. 1; 1862. p. 97.

gedeelte van den celwand geperst. Daar dit gedeelte naar de vaten is toegekeerd, komt het vocht in deze, en wordt daarin bij steeds vernieuwden toevoer omhoog gedreven, hetzij dat het zich in het lumen der vaten kan bewegen, hetzij dat het zich, waar de vaten lucht bevatten, in de moleculair-interstitiën van den wand beweegt. De hoogte, waartoe het vocht opgevoerd kan worden, en de snelheid waarmede het door meest permeabele gedeelte der celwanden stroomt, hangen af van de permeabiliteit van dit gedeelte, en van de drukking van den celinhoud. Beide grootheden, de permeabiliteit van den celwand en de spanning van den inhoud, hangen van de temperatuur af.

De permeabiliteit van den celwand wordt in ons geval gemeten door de snelheid van filtratie bij gelijke drukking, en neemt dus met de temperatuur toe. Evenzoo neemt de spanning van den inhoud met de temperatuur toe. Hieruit volgt, dat zoowel de snelheid van het tranen, als de hoogte, waartoe een wortelstomp het vocht opvoeren kan, met de temperatuur toeneemt, en dat de filtratie slechts bij die temperaturen zal plaats hebben, bij welke de spanning van den inhoud den weerstand van den celwand overtreft.

Geheel zuiver kan het verschijnsel der sapstijging tengevolge van filtratie bij de meeste planten alleen dan worden waargenomen, wanneer alle bebladerde takken weggenomen zijn, daar dan de sapstijging, die door verdamping in de bladen veroorzaakt wordt, buiten gesloten is. Volgens deze methode is door Harting en Krecke 1) onderzocht, hoe het tranen van den Wijnstok afhangt van de temperatuur. Dezen namen hunne proeven met in potten gekweekte Wijnstokken, die eenige decimters boven den grond doorgesneden en van kwikmanometers voorzien waren. Een thermometer was in de lucht opgehangen, een andere met zijn bol in den grond in de nabijheid der wortels geplaatst. Zij bevonden, dat het tranen eerst dan begint, wanneer de temperatuur der wortels tot 8° gestegen is, dat het echter, eenmaal aangevangen, bij 7° voortduurt, doch reeds bij 6° ophoudt 2), en dat boven deze grens de drukking van het vocht afhankelijk is van de temperatuur van den grond. Gedurende de eerste dagen hunner waarneming steeg de temperatuur, daarna daalde zij, om later weer te stijgen, totdat de knoppen der

1) Harting en Krecke, < Aanteek. d. Sect. Verg. v. h. Prov. Utr. Genootsch. 25 Juli 1850; Vervolg 1852.

2) Een langzamer verwarming en verkoeling zou waarschijnlijk voor de temperatuurgrens bij het stijgen en die bij het dalen dezelfde waarde hebben doen vinden.

aan de stammen gebleven zijtakken zich begonnen te openen en het tranen dus, tengevolge der door verdamping veroorzaakte zuiging, geëindigd was. Denzelfden gang hield het kwik in de manometers. Ook vonden zij een dagelijksch stijgen en dalen, waarbij het maximum bijna gelijktijdig met de hoogste temperatuur van de aarde in de potten voorviel. Om de afhankelijkheid der drukking van den warmtegraad rechtstreeksch te bewijzen, werd de pot van een der Wijnstokken op een stoof met vuur geplaatst, dat des daags onderhouden, en des nachts verwijderd werd. Dit geschiedde gedurende den tijd, dat de drukking in de overige Wijnstokken verminderde; bij dezen steeg het kwik echter gedurende drie dagen van 837 tot 1102 mm., terwijl des nachts, als de pot niet verwarmd werd, telkens weer een daling plaats vond.

Het is dus duidelijk, dat de wateropstuwende kracht der wortels, als zij eenmaal aangevangen is, bij stijgende temperatuur toeneemt [1]).

Hetzelfde nam Hormeister [2]) waar, die gedurende den zomer en met kruidachtige planten experimenteerde; hij bevond, dat, als de gemiddelde dagtemperatuur nog onder 15° ligt, de invloed der warmte zich in de drukking en de hoeveelheid van het uitvloeiende vocht duidelijk doet opmerken, dat echter deze invloed bij hooger gemiddelde temperatuur geheel door dien der vochtigheid overschaduwd wordt.

Het tranen van bebladerde planten, vooral duidelijk bij de Aroïdeeën waargenomen, berust op dezelfde oorzaken als het bloeden van wortelstompen, en kan, als de verdamping belet wordt, door verwarming der wortels te voorschijn geroepen worden bij vele inlandsche planten, die dit verschijnsel onder gewone omstandigheden niet vertoonen [3]).

Hoe de concentratie van het uitgevloeide vocht afhangt van de temperatuur, is nog niet physiologisch onderzocht.

De sapstijging in bebladerde planten kan door twee oorzaken bewerkt worden, nl. de opstuwing van het vocht door de wortels, en de opzuiging tengevolge der verdamping. Daar nu ook de laatste, als een verschijnsel van osmose en imbibitie (Zie pag. 50 en pag. 56), met de temperatuur in snelheid toeneemt, toonen de proeven over de versnelling der verdamping bij verwarming der wortels de

---

1) Hetzelfde vond ook Dassen, < Nieuw Archief voor binnen- en buitenl. Geneeskunde. I. 2e stuk. 1845, (geëxc. in Wiegman's Archiv. XIII. 2. p. 312.)

2) Hofmeister, < Flora. 1858. p. 1; 1862. p. 97.

3) Sachs, Handbuch. p. 237.

veranderingen der wortelkracht niet geheel zuiver aan. Het is echter bijna zeker, dat van de waargenomen versnelling een belangrijk deel aan de wortelkracht en slechts een gering deel aan de osmose en de imbibitie moet worden toegeschreven. Daarom mogen de proeven over dit onderwerp hier haar plaats vinden.

Dat beneden een zekeren warmtegraad het opstijgende vocht niet voldoende is, om het door verdamping veroorzaakte waterverlies der bladen te herstellen, en dat dus de bladen verwelken, wanneer de wortels geruimen tijd tot lagere temperatuur zijn afgekoeld, nam Sachs [1]) bij Meloen- en Tabakplanten waar. Van deze stonden eenige exemplaren in potten in den winter van 1859—1860 in een vertrek, waar de temperatuur 's nachts tot 4—5° daalde; 's morgens hingen de bladen van beide soorten fletsch en werden door begieten met koud water niet weder frisch. Overdekte Sachs eenige potten des nachts met een glazen klok, zoodat de verdamping verhinderd was, dan bleven de zoo behandelde planten frisch, terwijl de andere verwelkten [2]). Toen van eenige zoo verwelkte planten de aarde zonder begieten snel tot 23—25° verwarmd werd, terwijl de bladen in de lucht van 4—5° bleven, en door een houten deksel voor de opstijgende warme lucht beveiligd werden, herstelden zij zich binnen een uur geheel en namen hare gewone frischheid weer aan. Dat de temperatuur der bladen geen invloed op het verschijnsel heeft leert de volgende proef: Een Meloenplant werd tot verzadigens toe begoten en met haar pot in sneeuw geplaatst, terwijl de bladen in warme lucht van 12—19° bleven. Na eenigen tijd verwelkten de bladen, terwijl de temperatuur der aarde tot 3—4° daalde; zij herstelden zich eerst, toen de wortels weder verwarmd werden.

In al deze proeven is het verwelken dus het gevolg daarvan, dat de wortels bij lage temperaturen niet zoo veel water opnemen, als de bladen verdampen. Rechtstreeksche bepalingen van de hoeveelheid water, die de bladen in drooge lucht van 4—5° verdampen, bewezen, dat deze hoeveelheid voldoende is om dit verwelken te veroorzaken. Door verdere proeven bewees Sachs [3]), dat de temperatuur, waarbij de hoeveelheid van het opgenomene water beneden die van het verdampte water daalt, en dus de bladen slap hangen, voor Meloen- en Tabakplanten juist + 5° is. Ook voor Booneplanten vond Sachs de grens bij 5° [4]). Bij Winterrapen en

1) Sachs, < Landwirthsch. Versuchsstat. II. 1862. p. 1.
2) Sachs, < Bot. Ztg. 1860. p. 125.
3) Sachs, < Landw. Versuchsst. II. 1862. p. 195.
4) Sachs, < Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1890. p. 47.

Koolrapen bleven de bladen ook dan frisch, wanneer de wortels tot 0° afgekoeld werden en zij zelven ongehinderd water verdampten. Dit is algemeen het geval bij de aan ons klimaat eigene planten, daar men deze 's winters als de temperatuur buiten tot 0° daalt, nooit ziet verwelken.

Blijven Meloen- en Tabakplanten gedurende eenige dagen in een omgeving van 5° en lager, dan kan dit verwelken ten gevolge hebben dat zij sterven. Dit verklaart waarschijnlijk de waarneming van Bierkander [1]), die zag, dat Meloenen en andere planten in den herfst stierven als de lucht-temperatuur nog 2° boven het vriespunt was.

De hoeveelheid vocht, die gedurende een bepaalden tijd door de bladen verdampt wordt, neemt toe, als de temperatuur der wortels stijgt.

Van Beek en Bergsma [2]) leidden dit uit deze proef af: Planten, die met hare wortels in water (Hyacinthus orientalis), of in aarde (Entelea arborescens, gekweekt waren, vertoonden tengevolge der verdamping de temperatuur der bladen lager dan die der omgevende lucht. Als nu de wortels verwarmd werden, daalde de temperatuur van de bladen en van de oppervlakte van den stengel, hetgeen een sterkere verdamping aantoonde. De temperatuursveranderingen in de bladen en den stengel werden met een thermo-eletrische naald onderzocht.

Het blijkt verder uit de volgende proef: Uit een aantal in potten staande Tabaksplanten zocht Sachs [3]) er twee uit, die in haar uiterlijke eigenschappen zooveel mogelijk met elkander overeenkwamen. Het waren krachtige planten, elk met zes bladen. Nadat de aarde in hare potten met water verzadigd was, werden deze in glazen potten geplaatst, op welke een uit twee helften bestaand glazen deksel luchtdicht bevestigd werd. Dit deksel liet slechts den stengel van de plant en een thermometer door; de opening voor deze beide was zoo goed mogelijk gesloten. Er kon dus uit de potten geen water ontwijken dan dát, wat door de bladen verdampt werd, en het gewichtsverlies der potten gedurende zekeren tijd kon aan het gewicht van het verdampte water gelijk gesteld worden. Nu werden beide planten dagelijks gewogen. Bij gelijke temperatuur der aarde stond de verdamping van de eene tot die van de andere als 13,3 tot 11,1.

---

1) Zie pag. 20 en Göppert, Wärme-Entwickelung. p. 124.
2) Van Beek et Bergsma, < Ann. d. sc. nat. 1839. II. p. 90.
3) Sachs, < Landw. Vers. I. 1859. p. 203.

De plant (II), die het minste verdampte, werd nu in een verwarmingstoestel gebracht, van welken de binnenste bak met zand gevuld werd. De bladen werden voor de opstijgende warme lucht beschut; de temperatuur der wortels bleef steeds verscheidene graden boven die van de omgeving. Alle dagen werd de plant er uit genomen, gewogen, en er weer in geplaatst. Te gelijker tijd werd ook de andere plant gewogen. De aldus gevonden gewichtsverliezen zijn in de volgende tabel te zamen gesteld:

DATUM.	I.		II.		Lucht-temperatuur.
	Verdamping.	Temp. der aarde.	Verdamping.	Temp. der aarde.	
Augustus 1858.					
28, 8 uur des morgens.	11,2 gr.	22,5°	11,4 gr.	30°	24,5—23,8°
29, „	10,0	23,8	15,5	31—41	23,8
30, „	6,5	21,9	9,0	30	23,1
30, 6 uur des morgens.	8,6	23,8	11,5	42,5	23,8
September.					
1, 8 uur des morgens.	13,4	18,8	15,7	42,5—26	20
Buiten de toestellen:					
4, 8 uur des morgens.	53,8		46,0		18,8
Daarbinnen:					
5, 8 u. 's m. tot 6 u. 's av.	5,6	16,2	6,8	34,1	17,5
6, 8 uur des morgens.	4,6	16,2	5,6	37,5—25,2	17,5

Deze reeks toont zeer standvastig eene aanzienlijke versnelling van de verdamping door verwarming der wortels, welke versnelling iets hooger is dan de opgegeven getallen aanwijzen, daar de verwarmde plant bij gelijke temperatuur minder verdampte dan de andere. De temperatuur is echter niet standvastig genoeg om er een bepaalde verhouding uit af te kunnen leiden.

B. Chemische verschijnselen.

§ 13.

Stofwisseling.

Chemische verschijnselen kunnen slechts binnen bepaalde, voor elk verschijnsel verschillende temperatuurgrenzen plaats vinden, en nemen binnen deze grenzen in den regel met stijgende tempera-

tuurtuur in snelheid toe. De chemische werkingen in de planten zijn bijna altijd zoodanige, waarin de tijd een belangrijke factor is; haar versnelling door verhooging der temperatuur moet dus duidelijk waarneembaar zijn; een conclusie, die in de onderzochte gevallen door de waarneming steeds bevestigd wordt.

De afzonderlijke chemische verschijnselen in de planten zijn nog zoo weinig bekend, dat er van de studie van hunne afhankelijkheid van de temperatuur langs zuiver scheikundigen weg, nog geen spraak kan zijn. Als leiddraad bij de behandeling der bekende physiologisch-chemische verschijnselen, zal ik dus slechts de beide zoo even genoemde regels kunnen gebruiken.

De wet, dat de laagste temperatuur, waarbij een chemische verandering nog plaats kan vinden, dat is, waarbij een bepaalde stof gevormd kan worden, voor verschillende stoffen verschillend is, vindt haar uitdrukking in het plantenrijk voornamelijk daarin, dat vele planten, die door bijzondere stoffen gekenmerkt zijn, slechts in warme klimaten leven. Zoo er b. v. geen planten uit de gematigde streken bekend, die kaneelzuur of het aldehyd of alcohol hiervan voortbrengen [1]). Vele plantenbases, als strychnine, brucine, cinchonine, chinine, caffeïne, theobromine enz., zijn in geen plantensoort der koudere streken aangetroffen. Ook in planten van dezelfde soort vindt men een dergelijke afhankelijkheid van de temperatuur. Zoo is het sap der druiven in het zuiden rijker aan suiker en armer aan wijnsteenzuur dan in het noorden [2]). Richardsonia scabra bevat in Zuid-Duitschland veel citroenzuur, doch weinig emetine, waaraan zij in Brazilië, haar vaderland, rijk is.

Bij andere stoffen ligt de laagste voor haar vorming noodige temperatuur lager, zoodat zij, ofschoon vele geen algemeene bestanddeelen van het plantenrijk zijn, toch onder alle klimaten in planten gevonden worden.

Het rood worden van vele bladen in den herfst is een gevolg der lagere temperatuur, zooals dit door von Mohl [3]) is aangetoond, in zooverre als door deze het vegetatie-proces veranderd wordt.

Dat de chemische processen in de planten met de temperatuur in intensiteit toenemen, blijkt daaruit, dat met haar de eigene warmte grooter wordt. Zoo vond Dutrochet [4]), dat de eigene warm-

---

1) Rochleder, Chemie und Physiologie d. Pfl. 1858. p. 145.
2) Rochleder l. c.; Schübeler, Culturpflanzen Norwegens. 1862. p. 33.
3) Von Mohl, Vermischte Schriften, p. 388.
4) Dutrochet, < Ann. d. scienc. nat. 1839. II. p. 79.

te bij bloemknoppen bij 15° begon merkbaar te worden, en bij 20° zeer duidelijk was. De warmte-ontwikkeling in de bloeikolf der Aroideeën is, volgens de waarnemingen door Vrolik en De Vriese 1) aan Colocasia odora volbracht, afhankelijk van de temperatuur der omgeving. Uit hunne tabellen blijkt namelijk, dat het maximum der eigene warmte, dat is dus van het verschil der temperatuur van de bloeikolf met de temperatuur der omgeving, steeds samenviel met het dagelijksch maximum der temperatuur van de kas, waarin de onderzochte plant zich bevond, en dat in het algemeen de eigene warmte des te grooter was, naarmate de omgevende lucht warmer was.

Eén proces van stofwisseling, het ontstaan van de groene kleurstof in de chlorophyllkorrels, is ten opzichte van zijne afhankelijkheid van de temperatuur nader bestudeerd geworden 2).

Wanneer in het voorjaar of in den zomer de temperatuur laag blijft, ziet men dikwijls, dat zaadplanten van in warmer streken te huis behoorende soorten (b. v. Maïs, Meloen, Pietheinsboon) zich met gele bladen ontwikkelen, of dat van oudere planten de nieuw gevormde bladen geel blijven. Wordt dan later de temperatuur gunstiger, dan worden deze bladen groen. Uit deze waarneming volgt: 1e. dat voor de vorming van het chlorophyll een laagste temperatuurgrens bestaat, beneden welke zij niet plaats kan vinden; 2e. dat deze laagste grens hooger ligt dan die voor den groei der bladen.

Deze waarnemingen gaven aan Sachs aanleiding tot het instellen van een reeks van proeven over dit onderwerp, die door hem l. c. uitvoerig beschreven zijn en waarvan de uitkomsten in de volgende tabel vervat zijn. Hij gebruikte kiemplanten, die zich in 't donker ontwikkeld hadden en dus geheel geëtioleerd waren. Uit de donkere ruimte genomen, werden zij bij verschillende temperaturen aan licht van zooveel mogelijk gelijke intensiteit blootgesteld en werd de tijd opgeteekend, die verliep vóór dat zich de eerste sporen van groen vertoonden, en die, welke tot bereiking der gewone donkergroene kleur noodig was:

---

1) Vrolik et De Vriese, < Ann. d. scienc. nat. 1836. V. p. 134.

2) Sachs, Ueber den Einfluss d. Temp. auf das Ergrünen der Blätter, < Flora 1864, p. 497.

SOORTEN.	Temperatuur.	Eerste sporen van groen:	Geheel groen:
Phaseolus multiflorus.	33—24°	Na 1½ uur.	In 7 uur.
„ „	17—20	„ 2 uur.	
„ „	8—10	„ 7 uur nog niet.	
„ „	3—6	„ 15 dagen nog niet.	
Zea Maïs.	34—25	„ 1½ uur.	„ 7 uur.
„ „	16—17	„ 7 uur.	
„ „	13—14	„ 7 uur nog niet.	
„ „	3—6	„ 15 dagen nog niet.	
Brassica Napus.	7—14		„ 24 uur.
„ „	3—5	„ 3 dagen.	„ 7 dagen.
Sinapis alba.	3—5	„ 2 dagen.	
Allium Cepa (bij zonneschijn).	20—30		„ 1 dag.
„ „ „	15	„ 1 dag.	
„ „ „	0—9,4	„ 8 uur nog niet.	
A. Cepa (in diffuus licht).	33—36		„ 4 uur.
„ „ „	13—14	„ 4 uur nog niet.	
Carthamus tinctorius.	14—15		„ 2 dagen.
„ „	6—10	„ 14 dagen nog niet.	
Curcurbita Pepo.	20—33	„ 2½ uur.	„ 6½ uur.
„ „	14—15		„ 2 dagen.
„ „	6—10	„ 14 dagen nog niet.	

Uit deze proeven volgt, dat de temperatuur-minima voor de vorming van het chlorophyll voor verschillende planten verschillend zijn, en dat bij alle boven het minimum deze vorming des te sneller geschiedt, naarmate de temperatuur hooger is. Voor Gymnospermen vond Sachs evenzeer het bestaan van een minimum, evenals dit reeds vroeger door Böhm 1) voor de cotyledonen van Pinus Pinea aangegeven was. Sachs liet Pinus Pinea en P. canadensis in geheel donkere ruimten, eenmaal bij 12—15°, en andermaal bij 8° ontkiemen. Bij 12—15° werden de cotyledonen van beide soorten groen; bij 7—8° bleef P. Pinea bleekgroen; in enkele exemplaren geheel geel, terwijl van P. canadensis alle exemplaren geel bleven.

Het opnemen van anorganische stoffen uit den bodem geschiedt langs osmotischen weg en is dus een physisch verschijnsel; de hoeveelheid, die van de afzonderlijke stoffen opgenomen wordt, hangt echter alleen van haar verbruik af, dat is van haar ontleding of van haar verbinding met niet opgeloste organische stoffen. Deze hoeveelheid hangt dus rechtstreeks van chemische oorzaken af.

---

1) Böhm, < Sitzber. d. Kais. Acad. d. Wis. 1863. Bd. 47, p. 349, sqq., (geciteerd door Sachs, l. c. p. 499.)

Buiten de algemeene opgaven, dat met hooger temperatuur de planten uit den grond meer voedsel opnemen dan bij lager [1], is mij slechts één onderzoeking over dit onderwerp bekend geworden. Het is die van Peters: Ueber den Einfluss, welchen eine höhere oder niedere Bodentemperatur auf den Verwitterungs- und Verwesungsprocess in der Ackererde ausübt [2]. Zij bevat hoofdzakelijk een asch-analyse van eenige cultuurplanten, die, onder overigens volkomen gelijke omstandigheden, in het eene geval bij de gewone luchttemperatuur, in het andere in omstreeks 8—10° warmer aarde gegroeid waren. De rechtstreeksche invloed der temperatuur op de aarde, die een sneller verrotting der organische en dus een vollediger oplossing der anorganische bestanddeelen ten gevolge heeft [3], en zoodoende het herstel van het gestoorde evenwicht in de plant versnelt, kan hierbij voorloopig nog niet afgezonderd worden.

In het voorjaar van 1861 mengde Peters eene groote hoeveelheid zandigen kleigrond met wat zuiver zand, en vulde met een deel van dit mengsel twee even groote bakken. Het overgeblevene vermengde hij verder met 10% vochtigen humus, en vervulde ook hiermede twee aan de beide vorige gelijke bakken. Deze vier bakken werden op een der vensters van het laboratorium te Tharandt, waar Peters zich destijds bevond, geplaatst, en door een bijzondere inrichting werd de aarde in een der humus-rijke en in een der humus-arme bakken verwarmd en haar temperatuur, zoolang de proef duurde, 8—10° hooger gehouden dan de temperatuur in de beide andere bakken, waar zij alleen van die der lucht afhankelijk was. In ieder der bakken werd een gelijk aantal jonge kiemplanten van Maïs geplaatst, en een bepaalde hoeveelheid graszaden gezaaid. Alle groeiden goed, en werden, zoo dikwijls dit noodig was, met gedistilleerd water begoten. De Maïs ontwikkelde zich in de verwarmde bakken veel beter dan in de andere, vooal in de humus-rijke. De grasplanten in den humus-armen verwarmden bak toonden een eenigszins vergeild uiterlijk, en ontwikkelden zich in dezen dus minder goed dan in de drie overige bakken. Na drie maanden werd de proef gesloten, ofschoon de planten haar leven nog niet voleindigd hadden. Zij werden met de wortels uit de aarde genomen, en haar gewicht en chemische samenstelling, voornamelijk die der asch, bepaald. De Maïs en grasplanten werden hierbij niet van elkander afgezonderd.

---

1) O. a. Russell, < Journ. of the Royal agric. Society of Engl. XX. 2. p. 481, (geëxcerp. in Peters Jahresbericht III. 1860—1861, p. 157.)

2) Landw. Versuchsst. 1862. III. p. 117.

3) De Candolle, Physiologie végétale, 1832, p. 1100.

Het gewicht der geoogste planten voor wortels, stengels, bladen enz. te zamen bedroeg in grammen 1):

	I. HUMUS-ARME AARDE.			II. HUMUS-RIJKE AARDE.		
	Niet verwarmd.	Verwarmd.	Diff.	Niet verwarmd.	Verwarmd.	Diff.
In groenen toestand.	1708	2236	+528	3230	4370	+940
Na droogen bij 110 °.	275	318	+43	511	607	+96
Asch (vrij van zand en koolzuur).	35,73	31,22	—4,52	34,01	50,64	+16,63
Stikstof.	2.81	3,82	+1,01	6,14	7,96	+1.82
Koolstof 2).	110	130	+20	214	260	+46
In procenten van de groene stof:						
Water.	83,90	85,78	+1,81	84,18	86,10	+1,92
Drooge stof.	16,10	14,22	—1,88	15,82	13,90	—1,92
Asch (vrij van zand en koolzuur).	2,092	1,397	—0,695	1,053	1,159	+0,106
Zand en koolzuur.	0,711	0,441	—0,270	0,473	0,426	—0,047

De procentische samenstelling van de asch was:

	I. HUMUS-ARME AARDE.			II. HUMUS-RIJKE AARDE.		
	Niet verwarmd.	Verwarmd.	Diff.	Niet verwarmd.	Verwarmd.	Diff.
Kiezelzuur.	21,352	15,789	—5,563	13,628	17,355	+3,727
Kalk.	14,342	17,875	+3,533	12,773	9,938	—2,835
Magnesia.	0,899	0,717	—0,182	1,543	1,343	—0,200
Kali.	36,103	39,544	+3,441	37,950	39,929	+1,979
Natron.	4,812	2,336	—2,476	10,975?	4,901	—6,074?
Zwavelzuur.	5,551	6,566	+1,015	5,293	7,607	+2,314
Phosphorzuur.	8,217	9,508	+1,291	9,332	12,123	+2,791
IJzeroxyd en Mangaan-oxydule.	2,470	2,036	—0,434	4,226	2,902	—1,324
Chloor.	5,951	5,304	—0,647	4,262	3,991	—0,271
Som.	99,697	99,675	—	99,982	100,089	—

1) De gevonden cijfers zijn hier in eenigzins anderen tabellen samengesteld dan bij Peters l. c., om het overzicht gemakkelijker te maken.

2) Berekend in de veronderstelling, dat de organische stof bij alle dezelfde samenstelling had. (l. c. p. 133.)

Hooger absoluut gewicht der drooge stof en hooger percentisch gehalte aan water zijn dus volgens de eerste tabel de gevolgen van de hoogere temperatuur. Het gehalte aan organische stoffen is door de hoogere temperatuur in de humus-arme aarde percentisch afgenomen, terwijl het in de humus-rijke verwarmde aarde ongeveer gelijk is aan dat der niet verwarmde planten. Dit moet waarschijnlijk meer aan de werking der temperatuur op de aarde dan aan die op de planten worden toegeschreven.

Zooals bekend is, kan de asch van planten van dezelfde soort, die onder verschillende omstandigheden gegroeid zijn, zeer verschillen, ofschoon dit verschil op haar habitus en haar organische stof geen invloed uitoefent, zoodat men uit de samenstelling der asch nog geen bepaalde besluiten trekken kan.

Het stikstof- en koolstof-gehalte is in de verwarmde aarde grooter dan in de niet verwarmde.

Met dit laatste besluit komt, voor de stikstof ten minste, de waarneming van Stöckhardt 1) overeen, die in het koude en vochtige jaar 1851 bevond, dat de Haver, bij de minste vochtigheid en de grootste warmte van den grond, het rijkst aan stikstof geworden was. Evenzeer als in de proef van Peters kunstmatige warmte het opnemen van stikstof en het vormen van eiwitachtige stoffen bevorderde, geschiedde dit in dat jaar door het natuurlijke verwarmingsvermogen van den bodem.

In het algemeen heeft de verhooging der temperatuur gunstig op de ontwikkeling der Maïs- en grasplanten gewerkt, en wel iets gunstiger in de humus-rijke dan in de humus-arme bakken.

§ 14.

Assimilatie.

Assimilatie is de vorming van organische stoffen uit water en koolzuur, onder medewerking van andere voedingstoffen 2). Zij vindt bij planten uitsluitend in chlorophyllhoudende cellen onder de inwerking van het licht plaats. Haar uitwendig kenmerk is de ontwikkeling van zuurstofgas, die vooral dan duidelijk waar te nemen is, als het onderzochte plantendeel zich onder water bevindt.

Omtrent de afhankelijkheid der zuurstofontwikkeling door groene

---

1) Stöckhardt, geciteerd door Peters l. c. p. 124.

2) Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 1870, p. 591.

deelen van de temperatuur is een onderzoeking door Cloëz en Gratiolet [1]) bekend gemaakt. Glazen flesschen met koolzuurhoudend water, waarin zich bebladerde takken van Potamogeton perfoliatus, P. crispus, Ceratophyllum submersum, Myriophyllum spicatum en Najas maxima bevonden, werden in grooter glazen vaten gebracht, waarin door toevoeging van ijs of van warm water de temperatuur geregeld werd. Zoo lieten zij de temperatuur langzaam stijgen van 4° af, bij welken graad geen zuurstofontwikkeling werd waargenomen. Deze werd eerst bij 15° bemerkbaar en nam toen in snelheid toe tot 30°. Toen de temperatuur weer daalde verminderde de snelheid der gasontwikkeling, was bij 15° nog levendig, en hield eerst bij 10° geheel op.

Evenals bij de in de vorige § beschreven verschijnselen, heeft men dus ook hier een laagste temperatuurgrens, en daarboven een toeneming in snelheid met stijgende temperatuur. Het verschil tusschen de bij verwarmen en verkoelen gevonden minima is nog onverklaard.

Liebig [2]) nam waar, dat ondergedoken waterplanten in den winter ook onder het ijs in het zonlicht zuurstof ontwikkelden. Aan Cloëz en Gratiolet gelukte het echter nooit dit feit te constateeren. Vallisneria spiralis zondert onder 6° geen zuurstof af [3]).

Dat ook landplanten bij hooger temperatuur sterker assimileeren dan bij lager, leeren o. a. de waarnemingen van Russel [4]).

C. Gemengde verschijnselen.

§ 15.

Ontkieming.

De groei eener cel bestaat uit een samenwerking van imbibitie, osmose en stofwisseling; de groei van een orgaan uit den groei der afzonderlijke cellen en de celvermeerdering; de groei van een ge-

1) Cloëz et Gratiolet, Recherches expérimentales sur la végétation de plantes submergées, < Ann. de Chim. et de Phys. 3e serie. XXXII. 1851. p. 41.

2) Liebig, Traité de Chimie org., introd. pag. 81, (geciteerd door C. en G. l. c.)

3) Sachs, Lehrbuch 2e Aufl. 1870. p. 612.

4) Russel, < Journ. of the Roy. agric. Soc. of Engl. XX. 2. p. 481, (geëxc. in Peters Jahresbericht III. 1860—1861. p. 157.)

heele plant uit den groei der organen en den aanleg van nieuwe organen. De groei is dus een veel te samengesteld verschijnsel dan dat hij onder een der beide vorige afdeelingen van dit hoofdstuk had kunnen behandeld worden; veelmeer zijn de physische en chemische werkingen hier zóó innig gemengd, dat het tot nog toe niet gelukt is, elk afzonderlijk in hare afhankelijkheid van uiterlijke omstandigheden te bestudeeren. In deze en de volgende § zal ik dus slechts de afhankelijkheid van den groei van de temperatuur behandelen, zooals die empirisch bekend geworden is, zonder eenige physische of chemische wet tot verklaring te kunnen gebruiken.

De ontkieming is een eenvoudiger verschijnsel dan de latere groei der plant, daar er bij haar geen nieuwe deelen aangelegd worden.

De afhankelijkheid der ontkieming van de temperatuur is volgens drie methoden onderzocht geworden: 1e werd de tijd bepaald, die voor de radicula noodig is, om den zaadhuid door te breken, 2e werd de lengte onderzocht, die radicula en plumula gedurende een bepaalden tijd bereiken; 3e werd de tijd waargenomen, die tot geheele ontplooiing der kiemdeelen noodig is.

A. De Candolle 1) liet zaden van verscheidene plantensoorten, die op aarde gelegd waren en van tijd tot tijd begoten werden, bij verschillende zeer constante temperaturen ontkiemen, en nam waar, na hoeveel dagen de radicula buiten de zaadhuid voor het eerst zichtbaar werd.

Uit zijne proeven blijkt, dat er een hoogste en een laagste grens bestaan, buiten welke de zaden niet meer ontkiemen, en dat tusschen deze grenzen zich een warmtegraad bevindt, waarbij de ontkieming sneller geschiedt dan bij elken anderen graad. Deze heeft den naam van optimum ontvangen. Van de laagste grens of het minimum tot het optimum neemt de snelheid met stijgende temperatuur toe, van het optimum tot het maximum daarentegen af. Alle drie deze waarden zijn voor verschillende soorten verschillend. De snelheid van ontkieming is tuschen minimum en optimum niet evenredig met de temperatuur, doch neemt dicht bij het minimum met stijgende temperatuur veel sneller toe dan dicht bij het optimum.

De nevenstaande tabel bevat de getallenwaarden, door hem gevonden voor den tijd, dien de radicula voor het zichtbaar worden noodig had. De proef duurde bij 0—9° 35 dagen, bij de hoogere graden korteren tijd.

---

1) A. De Candolle, De la germination etc., < Bibl. univ. de Genève, 1865. XXIV. p. 243.

SOORTEN.	0°	1,4—2,2°	2,6—3,2°	4,2—6,1°	5,7,°	9°	12—13°	17°	21°	24—25°	28°	41°
	DAGEN.								UREN.			
Sinapis alba 1).	17	16	9	×	4	$3^1/_2$	$1^3/_4$	$1^7/_{10}$	18—22	36?	72	×
Lepidium sativum.	×	30	11—16	8	5	3	$1^3/_4$	$1^1/_2$	28	38	39	×
Linum usitatissimum.	×	34	17	17	6	2—4	$1^3/_4$—$2^3/_4$	3	36	38	60	×
Trifolium repens.	×	—	—	—	10	5—8	3	$2^3/_5$	42	42	72	×
Zea Maïs praecox.	×	×	×	×	×	10—12	5—7	$3^1/_4$	42	23—44	36	×
Cucumis Melo Cantaloup.	×	—	—	—	×	×	×	$9^1/_4$	68	44	84	94 ?
Sesamum orientale.	×	×	×	×	×	×	9	3	30—36	21—22	22	$10^1/_2$2)
Collomia coccinea.	×	×	×	17	14	$6^3/_4$	6—7	$5^1/_2$	×	×	×	×
Nigella sativa.	×	×	×	×	27	15	9	6	108	×	×	×
Iberis amara.	—	—	—	—	14	6	$3^1/_4$—4	4	66	×	×	×

1) × beteekent: niet gekiemd; — beteekent: niet onderzocht.
2) Bij 51 kiemde Sesamum orientale in $25^3/_4$ uur.

Op dezelfde wijze vond Haberlandt 1) voor een groot aantal cultuurplanten, dat de tijd, die voor het zichtbaar worden der radicula benoodigd is, met stijgende temperatuur afneemt. Zijne proeven werden bij 3—15° genomen en sluiten dus bij enkele soorten het minimum, bij geen echter het optimum in.

Volgens de tweede methode onderzocht Sachs 2) de ontkieming. Daar bij deze methode niet de tijd gemeten wordt, maar de lengte door de kiemdeelen gedurende bepaalden tijd bereikt, deed zich eerst de vraag voor of de snelheid van den groei van de plumula en de radicula gedurende den voor de proeven gebruikten tijd met den tijd evenredig is. Voorafgaande proeven leerden, dat dit niet het geval is, doch dat eerst de snelheid toeneemt, om daarna gedurende eenigen tijd af te nemen en dan verder gelijk te blijven 3). Volgens deze methode kan dus wel de gunstigste kiemingstemperatuur gevonden worden, doch een bepaalde betrekking tusschen de temperatuur en de snelheid van den groei kan er niet door ontdekt worden.

Sachs gebruikte voor de proeven den toestel, waarmede zijn proeven over de hoogste temperatuur, die planten in lucht verdragen kunnen, genomen zijn 4). De klok bleef er op om de lucht vochtig te houden. De verwarming geschiedde door middel van op olie drijvende nachtpitjes, en de zaden werden droog in de aarde gebracht nadat deze de verlangde temperatuur aangenomen had. De temperatuur kon zoo gedurende eenige dagen tot op 2—3° na constant gehouden worden.

De volgende tabellen geven de gemiddelde lengten aan (in millimeters) door de plumula en de radicula in 48 uren bij verschillende temperaturen bereikt. Als wortellengte is de afstand tusschen den top des wortels en het punt, waar de zaadlobben ingeplant zijn, beschouwd; evenzoo is ook de plumula van de cotyledonen af gemeten.

---

1) Haberlandt, < Allgem. Land- und Forstwirthsch. Zeitg. 1860. p. 610, (geëxcerpeerd in Peters Jahresbericht, III. 1860—1861. p. 68.)

2) Sachs, Physiol. Unters. üb. d. Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur, < Pringsh. Jahrbucher. II. 1860. p. 338.

3) L. c. p. 345—350.

4) Zie pag. 8.

I. RADICULA.

	17,1°	17,5°	25,8°	26,3°	28,5°	33,3°	34,0°	38,3°	42,5°
Zea Maïs 1).	2,5 2)			24,5		39,0	55,0	25,2	5,9
Phaseolus multiflorus.			39	47	34	30	28	22	7
Pisum sativum.		4			41	17		12,2	
Triticum sativum 1).		3,5			88,3	50		22	
Zomergerst 1).		2			14,0	77			3
Cucurbita Pepo.							30	14	11
Dolichos Lablab.						41	38,6		

II. PLUMULA.

	17,1°	17,5°	26,3°	28,5°	33,3°	34,0°	38,3°	42,5°
Zea Maïs.	4,6 2)		5,6		11,0	13,0	9,1	4,6
Phaseolus multiflorus.	7,4 2)		11,0		10,5	15,0	10,2	7,5
Pisum sativum.	3,0 2)		10,0		5,7	5,0	5,5	
Triticum sativum.		2,0		9,0	5,0	10,5	4,5	
Zomergerst.		2,0		12,0	7,0	13,0	3.0 3)	

Volgens dezelfde methode en met denzelfden toestel verkreeg ik de volgende uitkomsten:

	Lengte (in mm.) door de radicula in 48 uren (bij 15° en 21.2° in 2 × 48 uren) bereikt:								
	15,0°	21.2°	26,8°	29,0°	31,5°	34,0°	37,0°	38,6°	42,5°
Phaseolus vulgaris.	8,3	31,1		21,1	32,0	22,0	17,0	13,5	2,0
Helianthus annuus.	15,6	56,6	25,3	30,3	37,9	34,4	18,0	9,9	0
Brassica Napus.	8,0	27,0	8,7	11,8	16,2	5,3	0	0	0
Cannabis sativa.	4,8	24,2	6,0	16,2	25,5	15,0	12,5	12,5	1,5

Tot vergelijking van de door De Candolle voor het optimum gevondene waarden met de langs dezen weg daarvoor gevonden getallen nam ik op dezelfde wijze de volgende proeven:

1) Som der lengten der afzonderlijke worteltjes.
2) In 2 × 48 uur bereikt.
3) Niet gekiemd.

	Lengten (in mm.) der radicula, in 48 uren bereikt:					
	15,1°	21,6°	27,4°	30,6°	33,9°	37,2°
Cucumis Melo.			18,2	27,1	38,6	70,3
Sinapis alba.	3,8	24,9	52,0	44,1	30,2	10,0
Lepidium sativum.	5,9	38,0	71,9	44,6	26,9	0
Linum usitatissimum.	1,5	20,5	44,8	39,9	28,1	9,2

Al deze tabellen leeren ten duidelijkste, dat er voor iedere soort een optimum bestaat, waarbij de groei sneller plaats vindt dan bij elke andere temperatuur, en dat beneden dit de bereikte lengte met stijgende temperatuur toeneemt, daarboven echter met stijgende temperatuur afneemt.

Een vergelijking van de laatste tabel met de op pag. 71 medegedeelde leert, dat het optimum voor Cucumis Melo volgens de methode van De Candolle bij 25° ligt, en volgens de methode van Sachs omstreeks of nog boven 37,2°. Bij de overige drie planten ligt het volgens De Candolle bij 21°, en volgens mijne proeven bij 27,4°. Bij alle is dus het Sachs'sche optimum hooger gelegen dan het optimum voor het zichbaar worden der radicula.

Volgens de derde methode, die, wegens den langen duur der proeven, groote bezwaren tegen het constant houden der temperatuur in den weg legt, zijn slechts weinige, en voor ons doel onvolledige onderzoekingen gedaan, Zij toonen aan, dat ook hier de snelheid met de temperatuur toeneemt, doch leeren omtrent het optimum niets. Zoo vond Sachs [1]), dat de kiemdeelen zich geheel ontwikkelen voor: [2])

Maïs	bij 12,2—15°	in 30—35 dagen.	Gerst	bij 5—7,5°	in 40—45 dagen.
	„ 20—22,5°	„ 25—30 „		„ 8,8—11,2°	„ 20—25 „
	„ 33,7—37,5°	„ 7—8 „		„ 35—37,5°	„ 10—12 „
Tarwe	„ 5—7,5°	„ 40—45 „	Boonen	„ 10—12,2°	„ 50—60 „
	„ 12—15°	„ 20—25 „		„ 12,2—15°	„ 30—40 „
	„ 35—37,5°	„ 10—12 „		„ 22,2—25°	„ 15—20 „

1) Sachs, < Der Chemische Ackersmann, 1859, p. 129, (geëxc. in Hoffmann's Jahresbericht II. 1859—1860. p. 92.)

2) Hetzelfde resultaat gaven onderzoekingen door Regel, < Gartenflora 1864. p. 15, uit het „14e Jahresbericht der Staats-Ackerbaubehörde Ohio's" overgenomen.

Evenzoo neemt natuurlijk voor de afzonderlijke stadiën, waarin men de ontkieming verdeelen kan, de snelheid van ontwikkeling met de temperatuur toe [1]).

De hoogste en laagste temperaturen, waarbij zaden nog ontkiemen, worden onafhankelijk van deze methoden bepaald. Ik laat hier eene samenstelling dezer beide waarden met het optimum (volgens de methode van Sachs) voor verschillende soorten volgen, zooals zij door Sachs in zijne beide genoemde verhandelingen gevonden zijn [2]).

	Minimum.	Optimum.	Maximum.
Cucurbita Pepo.	13,7°	34,0°	46,2°
Zea Maïs.	9,5	34,0	46,2
Phaseolus multiflorus.	9,4	26,0	46,2
Pisum sativum.	6,7	28,8	41,2
Triticum vulgare.	5	28,5	42,5
Zomergerst.	5	28,5	37,5

Het optimum ligt dus in de meeste gevallen eenige graden dichter bij het maximum dan bij het minimum. Het minimum ligt des te lager, naarmate de planten in noordelijker streken te huis behooren, een regel, die door Sachs [3]) nog voor een aantal cultuurplanten bevestigd gevonden werd.

Men zou geneigd kunnen zijn, de groote lengte der kiemdeelen, bij het Sach'sche optimum bereikt, voor een gedeelte ten minste aan etioleering (zie § 16) toe te schrijven en dus te betwijfelen of het optimum wel de gunstigste kiemingstemperatuur is. Doch de invloed van het optimum maakt zich nog op andere wijze kenbaar. Dicht bij de grenzen bederft telkens een groot aantal der gebruikte zaden, al heeft men hen vóór het zaaien ook nog zoo zorgvuldig uitgezocht. Bij gunstige temperaturen komen steeds alle zaden op, doch de snelheid en kracht van hun groei zijn zeer verschillend bij de verschillende exemplaren. Lage temperaturen verhinderen het vormen van bijwortels, doch de aangelegde wortels worden zeer lang; hooge temperaturen begunstigen deze vorming reeds vóórdat de kiem geheel ontwikkeld is, terwijl dicht bij het optimum zich

1) Sachs, Keimung d. Schminkbohne, 1859.
2) Zie ook het citaat van Regel, l. c.
3) Sachs, < Chem. Ackersm. 1859. p. 129, (aangehaald l. c.)

regelmatig eerst de hoofdwortel, en daarna de bijwortels ontwikkelen.

Temperaturen boven het maximum en onder het minimum zijn voor vochtige zaden, zoo zij eenigen tijd werken, nadeelig, daar de zaden daarbij verrotten en sterven.

De afhankelijkheid der ontkieming van Crytogamen-sporen van de temperatuur is niet onderzocht; alleen geeft Stelzner [1] aan, dat de ontkieming van Varens bij hooger temperatuur sneller is dan bij lager, en dat voor haar graden, die voor Phanerogamen-zaden doodelijk zijn, nog gunstig werken.

§ 16.

Verdere ontwikkeling.

Laat men planten bij een temperatuur, die weinig boven het ontkiemings-minimum gelegen is, ontkiemen, dan houden zij met haar ontwikkeling op, zoodra alle deelen, die in de kiem reeds gevormd voorhanden waren, hun definitieve grootte gereikt hebben, en er vormt zich geen nieuw orgaan voordat de temperatuur minstens een paar graden stijgt. Zoo hield Sachs [2] een gekiemde Maïsplant bij 9,4° geruimen tijd zonder verdere ontwikkeling; toen de temperatuur tot 14,4° steeg, ontwikkelden zich de eerste loofbladen, en eerst bij 18,8° ving de vorming van de bladen en wortels der vegetatie-periode aan. Evenzoo ontwikkelden bij 15° gekiemde planten van Phaseolus vulgaris en Vicia Faba haar primordiale bladen, doch daar de temperatuur niet steeg, vormde zij gedurende vier maanden geen enkel nieuw blad. Een temperatuurs-verhooging van 4—5° zou voldoende geweest zijn haar tot ontwikkeling te brengen. Sachs herhaalde deze proeven ook met andere planten, zoodat hij daaruit den algemeenen regel kon afleiden: Het minimum der voor de ontwikkeling van bladen, stengels en wortels benoodigde temperatuur ligt hooger dan het ontkiemings-minimum.

Onderzoekingen omtrent minimum, optimum en maximum voor de verschillende perioden van het verdere plantenleven ontbreken nog geheel. Dat er een minimum bestaat, en dat boven dit minimum de ontwikkeling (bij de waargenomen temperaturen) meestal des te

---

1) Stelzner, < Bull. du Congr. Intern. de Bot. et d'Hortic. à Amsterdam. 1865. p. 433.

2) Sachs, < Pringsh. Jahrb. II. 1860. p. 366.

sneller gaat, naarmate de temperatuur hooger is, leert de dagelijksche waarneming 1): Planten van dezelfde soort ontwikkelen zich in warme streken eerder dan in koudere; de soorten van ons klimaat groeien in warmer jaren sneller dan in koude; evenzoo wordt haar groei verhaast door haar in warme kassen te brengen. Rechtstreeksche onderzoekingen zijn over dit onderwerp niet gedaan; doch bij een waarneming van den groei van een Agave Jacquiniana bevond Weiss 2) dat de snelheid van verlenging in de eerste plaats van de temperatuur afhangt, en met deze stijgt en daalt.

Een uitzondering op den regel schijnt aangewezen te worden door de waarneming van Vilmorin 3), dat Tarwe, Haver en Bietwortel zich in een warme kas gedurende een geheel saisoen even snel ontwikkelden als buiten groeiende voorwerpen derzelfde soorten. Aardbeziën daarentegen ontwikkelden zich in de warme kassen sneller dan daarbuiten.

Omtrent de temperatuur, waarbij planten haar geheele leven kunnen doorbrengen, zijn, behalve de gegevens der planten-geographie, de opgaven van in sneeuw levende Wieren (Protococcus nivalis, Giges sanguineus, Disceraea nivalis 4)) en van in of aan warme bronnen groeiende planten belangrijk. Zoo groeit Aster Tripolium 5) te Balaruc vlak aan den oever van een beek van 37,5°, Verbena officinalis 5) te Bagnères aan een beek van 38,5° beide zóó dat hun wortels door dit water besproeid worden. Volgens Schouw 6) groeien op Ischia Cyperus polystachius en Pteris longifolia te midden der op sommige plaatsen opstijgende warme dampen, en Kützing 7) noemt een aantal planten, die aan een warme bron groeien, waarvan het water met een temperatuur van 84° te voorschijn treedt. Deze en andere dergelijke opgaven lijden echter alle aan het gebrek, dat de stand van den thermometer *tusschen* de bladen of wortels der planten niet aangegeven is, en er dus omtrent de ware temperatuur der plant geen zekerheid heerscht. De opgaven omtrent in warme bronnen levende Wieren zijn reeds in § 2, pag. 16 en 17 besproken.

---

1) A. P. De Candolle, Physiologie végétale, 1832. p. 468, 473.

2) Weiss, < Bot. Unters. aus dem Physiol. Labor. d. Landw. Lehranst. in Berlin, von H. Karsten. Heft II. 1866. p. 137.

3) Vilmorin, < Comptes rendus 48. 1859, p. 587—589.

4) Hochstetter, Neuseeland, p. 342, (vermeld door Sachs, Handbuch, p. 54.)

5) A. P. De Candolle, Physiol. végét. p. 876.

6) Schouw, De aarde, de pl. en de mensch. 1857. p. 126.

7) Kützing, Auf Reisen und Daheim; Ueb. d. org. Leben in hohen Wärmegr. 1869. p. 6.

Op den groei van eenig orgaan heeft slechts die temperatuur invloed, die het zelf bezit; de temperatuur van andere deelen der zelfde plant kan daarop hoogstens middelijk een invloed uitoefenen. Dit blijkt b. v. voor de ontwikkeling der bladen uit de volgende proef van Du Hamel 1), die later door vele schrijvers, o. a. door A. P. de Candolle 2), met hetzelfde gevolg herhaald is: Du Hamel bracht van eenige in bakken groeiende Wijnstokken de wortels in een verwarmde kas, terwijl de takken in de buitenlucht bleven, en van andere exemplaren de takken in de kas, terwijl de wortels buiten stonden. Hij zag nu, dat de bladen der eerste zich tegelijk ontplooiden met bladen van geheel buitenstaande Wijnstokken, terwijl de laatste zich veel vroeger, en tegelijk met de geheel in de kas geplaatste ontwikkelden. Vervolgens voerde hij van een buiten groeienden Wingerd een tak binnen de kas, doch zóó, dat het uiteinde weer in de vrije lucht kwam. Slechts het verwarmde gedeelte ontplooide zijn bladen vroeger, al het overige tegelijk met de andere, niet in kassen staande Wijnstokken.

De waarnemingen van Lecoq 3) omtrent planten, die gedurende den winter groeien bleven, daar zij op een door water uit een warme bron besproeiden grond leefden, bewijzen geenszins, zooals de schrijver meent 4) tegen de zoo even besproken wet. Een zijner vele voorbeelden is dit: Op de ruïnen van den Romeinschen tempel te Evaux (Creuse), was de vegetatie veel krachtiger dan in den omtrek, daar es zich warme bronnen onder bevonden. Zelfs in den winter hield deze vegetatie niet op, als in den omtrek alles door sneeuw bedekt was, en groenten en boomen waren er in het voorjaar veel vroeger in bloem en in vrucht, dan ergens in de omstreken. Het is duidelijk, dat de warmte van den grond zich aan de lucht om de planten mededeelde, en ook bladen en stengels aan de hoogere temperatuur deelnamen. Vooral blijkt dit daaruit, dat de planten niet bevroren, terwijl alles in den omtrek bevroor; het spreekt toch van zelf, dat een hooger temperatuur der wortels de bladen en stengels niet tegen bevriezen beschermen kan.

Er blijft mij nog over, de verspreide waarnemingen aan te halen

---

1) Du Hamel du Monceau, Physique des arbres. 1758. p. 278.

2) A. P. De Candolle, Physiol. végét. 1832. p. 427.

3) Lecoq, Les eaux minérales, 1864, (vermeld in La Belgique horticole, 1864. p. 312.)

4) „Ce n'est pas la chaleur, qu'une plante reçoit sur ses feuilles, qui active l'évolution de ses organes, c'est la température, qui agit sur ses racines", l. c. p. 312.

van planten, die bij hooger temperatuur leefden dan die, waarbij hare soort gewoonlijk voorkomt. Behalve de reeds besproken versnelling van den groei, heeft een dergelijke kweeking soms nog andere gevolgen.

Zoo vond Peters 1) dat Lupinen, in een bak geplaatst, waarin de temperatuur der aarde constant 8—10° boven de gewone luchttemperatuur gehouden werd, na eenige weken verkwijnden en stierven; Haver vergeilde in dezelfde bakken, doch Maïs ontwikkelde zich er krachtig in. Wellicht ligt de oorzaak daarin, dat de verhouding tusschen de temperatuur van de aarde en die van de lucht ongunstig was.

Jonge loten en kiemplanten uit ons klimaat nemen in warme kassen dikwijls het uiterlijk van geëtioleerde planten aan, ook dan, wanneer de kassen goed verlicht zijn 2).

Met droogte vereenigd, is een hoogere temperatuur voor den aanleg en de ontwikkeling van bloemen voordeelig; met groote vochtigheid gepaard, bewerkt zij een krachtiger groei der bladen, ten koste van dien der bloemen 3).

V. SAMENSTELLING DER RESULTATEN.

§ 17.

Samenstelling der resultaten.

Terwijl ik in de vorige hoofdstukken getracht heb ieder verschijnsel, zooveel mogelijk van andere geïsoleerd, in zijn afhankelijkheid van de temperatuur te beschrijven, moeten de dáár in bijzonderheden ontwikkelde wetten hier in haar algemeenen vorm met elkander vergeleken en tot een geheel samengevoegd worden. Meer nog dan tot hier toe geschied is, zal de onvolledigheid der bekend geworden onderzoekingen bij deze wijze van behandelen in het licht moeten treden.

Voor elke plant bestaat een grenstemperatuur, boven welke zij haar leven niet voortzetten kan: overschrijding dezer grens veroor-

1) Peters, < Landw. Versuchsstat. 1862. III. p. 120.
2) A. P. De Candolle, Physiologie végétale, 1832. p. 1114.
3) A. P. De Candolle, l. c. p. 1112 et 1113; Edwards en Colin, geciteerd door Alph. De Candolle, Géogr. Bot. 1855. p. 46.

zaakt terstond den dood der plant. Deze grens ligt in lucht in de meeste onderzochte gevallen omstreeks 52° [1]), bij sommige soorten echter iets hooger [2]); in water meende men, dat zij steeds

---

1) Zie eenige eigene proeven, p. 13.

2) Gedurende het drukken der eerste vellen heb ik mijne onderzoekingen over de hoogste temperatuur, die planten in licht kunnen verdragen, nog tot eenige soorten uitgebreid, van welke ik verwachten kon, dat zij uitzonderingen zouden vormen op den regel, dat de grenstemperatuur bij 52° ligt. De proeven werden juist op dezelfde wijze genomen als die van Sachs over dit onderwerp, welke op pag. 9—12 beschreven zijn:

Vinca minor. Binnen 20 minuten steeg de temperatuur der lucht tot 52° en bleef daarna 15 minuten constant tusschen 52,0° en 53,3°. Hoogste temperatuur der aarde 39°. Na een paar dagen waren de jongste bladen bruin en droog; de oudere bleven, zoolang de waarneming voortgezet werd, onbeschadigd.

Anthericum ramosum. In 45 minuten tot 53° gestegen, daarna 15 minuten tusschen 53,0° en 52,0° constant. Hoogste temp. der aarde 50°. Na eenige dagen verwelkten en verdroogden de toppen van vele bladen; de lagere gedeelten van deze en verscheidene geheele bladen bleven onbeschadigd.

2e *Ex.* In korten tijd tot 53° verwarmd, daarna 15 minuten constant tusschen 53 en 54°. Na eenige dagen waren alle bladen verdroogd.

Funkia japonica. Na verwarming gedurende een half uur, constant 52,0—53,2° (15 minuten). Van vele bladen verdroogden de toppen; enkele verdroogden geheel; de meeste bleven onbeschadigd.

2e *Ex.* Na verwarming gedurende 20 minuten, constant 54,0—55,0° (15 minuten). Gevolgen als bij het vorige exemplaar.

3e *Ex.* Gedurende een uur tot 56° verwarmd en 15 minuten tusschen 56,0° en 57,2° constant gehouden. Terstond na de proef hingen alle bladen slap; na eenige dagen waren zij verdroogd.

Iris florentina. In 20 minuten tot 52° verwarmd en 15 minuten op 52,2—53,2° gehouden. De plant groeide zonder beschadiging voort.

2e *Ex.* Gedurende 40 minuten tot 54° verwarmd en 15 minuten tusschen 54,0° en 55,0° constant gehouden. De toppen der bladen verdroogden over een lengte van 10—15 cm.; alleen die van het jongste blad slechts over 2 cm. Overigens geen schade.

3e *Ex.* In een half uur tot 56° verwarmd en 15 minuten tusschen 26,0 en 57,3° constant gehouden. Terstond na de proef waren de toppen der bladen slap. Na eenige dagen waren de bladen over een derde van hunne lengte, van den top af, verdroogd.

Iris sambucina. In 50 minuten tot 53° verwarmd en 15 minuten op 52,0—53,0° gehouden. Geen schade.

2e *Ex.* In een half uur tot 55,0° verwarmd en 15 minuten op 54,0—55,0° gehouden. Geen andere schade dan dat de uiterste toppen (2—3 cm.) verdroogden.

3e *Ex.* In één uur tot 56° verwarmd en 15 minuten tusschen 56° en 57° constant gehouden. Hoogste temperatuur der aarde 49,4°. Terstond na de proef waren de bladen slap; na eenige dagen werden zij over hun geheele

omstreeks 45° ligt, doch uitvoerige onderzoekingen hebben mij aangetoond, dat zij hier tusschen 40° en 52°, en willicht tusschen wijder grenzen, kan afwisselen, al naar gelang van de onderzochte soorten, of van den ouderdom van het deel of van de snelheid, waarmede het water op kan nemen [1]). In droogen toestand ligt deze grens veel hooger; evenzoo voor vele in warme bronnen levende Wieren.

Worden planten tot omstreeks —1° of —2° afgekoeld [2]), *dan gaat een gedeelte van het water van den celinhoud en den celwand in ijs over*, zonder dat dit, ten minste in de meeste gevallen, schadelijk voor het leven der plant is. In weefsels vormt zich het ijs bijna uitsluitend in de intercellulaire ruimten. Hoe lager de temperatuur onder 0° daalt, hoe meer water in ijs overgaat. Vele verschijnselen, die een deel van het leven uitmaken, kunnen in dien toestand niet plaats vinden, andere gaan daarbij ongehinderd voort. Daar de meeste de eerstgenoemde verschijnselen reeds bij boven 0° gelegen temperaturen ophouden, is er geen grond om het vriespunt der plantensappen als laagste grens voor het plantenleven te beschouwen.

De levensverschijnseleen kunnen, naar hunne afhankelijkheid van de temperatuur, in twee groepen samengevoegd worden. Gelijk reeds is opgemerkt, *kunnen sommige functiën bij elke temperatuur plaats vinden, die beneden de doodende grens ligt, terwijl andere functiën tusschen eigene temperatuurgrenzen ingesloten zijn*, waarvan de hoogste al of niet met de grens voor het leven der plant samenvalt. Tot de eerste groep behooren de uitzetting, de verdamping, de bewegingen van het water en van de opgeloste stoffen tengevolge van osmose en imbibitie. Zij geschieden alle ook bij de laagste temperaturen, waarbij planten onderzocht kunnen worden, al is de snelheid der laatstgenoemde verschijnselen bij deze warmte-

---

lengte bruin, alleen voor zooverre zij gedurende de proef door de bladscheeden van oudere bladen bedekt geweest waren, bleven zij onbeschadigd.

Waar de temperatuur der aarde niet opgegeven is, bereikte deze nooit 44°.

Uit deze proeven volgt, dat de grenstemperatuur in lucht evenals die in water niet voor alle soorten dezelfde is, en dat zij ook voor dezelfde soort voor jonge en oude bladen, of voor verschillende deelen van hetzelfde blad verschillend kan zijn.

Hiermede is dus de vraag, die op pag. 17 nog onbeantwoord gelaten moest worden, in bevestigenden zin beantwoord.

1) Zie voor mijn eigene onderzoekingen pag. 13—17.

2) Zie voor eenige eigene onderzoekingen, om de bewering te weerleggen, dat planten door lage temperaturen boven 0° rechtstreeks gedood kunnen worden, pag. 20.

graden ook zeer gering. *De snelheid van deze verschijnselen der eerste groep*, wat het eerste betreft, het volumen der plantendeelen, *neemt steeds met de temperatuur toe* [1]) ja zij nemen boven de levensgrens volgens dezelfde wet als daaronder toe, voor zooverre de bij die grens ontstaande veranderingen dit niet verhinderen. Waarschijnlijk gaan enkele chemische omzettingen ook in den bevroren toestand voort, doch hieromtrent is niets naders bekend.

Verreweg de meeste levensfunctiën kunnen noch beneden een zekeren warmtegraad, noch boven een anderen plaats vinden: zij zijn dus binnen bepaalde grenzen ingesloten. *Zoowel de absolute ligging dezer grenzen, als haar afstand van elkander, kan voor verschillende functiën eener zelfde plant, en voor dezelfde functie bij verschlllende planten verschillend zijn.* De tot nu toe volbrachte onderzoekingen hebben steeds een verschil, nooit een eenigzins algemeene overeenkomst aangetoond.

De hoogste grens is voor den groei der kiemdeelen, de prikkelbaarheid der Mimosa-bladen, en de bewegingen van het protoplasma bepaald. Vooral bij de ontkieming vallen de verschillen der grens naar gelang der soorten duidelijk in het oog [2]).

Uitvoeriger is de laagste grens bekend. Vergelijkende onderzoekingen omtrent deze grens voor dezelfde functie bij verschillende planten, zijn in het vorige hoofdstuk meermalen ter sprake gekomen. Zij wijkt in de onderzochte gevallen al naar gelang der soort bij de protoplasma-beweging tusschen 0° en 17° uitéén, bij de ontkieming tusschen 0° en 13°. De chlorophyllkorrels nemen bij Phaseolus multiflorus en Zea Maïs bij 6°, bij Carthamus tinctorius en Cucurbi-Pepo bij 10° de groene kleur niet aan. De periodische bewegingen van Mimosa pudica gaan bij 13,7° voort [3]), die van Hedysarm gyrans houden reeds bij 22° op.

De vergelijking van de laagste temperatuurgrens van verschillende functiën derzelfde plant eischt een eenigzins uitvoeriger behandeling. Dat die functiën, welke geen laagste grens bezitten, ook bij temperaturen, die onder de grenzen van andere functiën gelegen zijn, geschieden, behoeft niet afzonderlijk betoogd te worden.

De grens voor de ontkieming ligt in de bekende gevallen lager dan die voor den groei van de wortels en de bladen der vegetatie-

1) Volgens eigen onderzoekingen, voor zoover de imbibitie betreft; zie pag. 42—51.

2) Zie de tabel van pag. 75.

3) Sachs, < Flora 1863 p. 451.

periode [1]. De grens voor de ontwikkeling der groene kleurstof in de chlorophyllkorrels ligt hooger, dan die voor den groei van het orgaan, waarin de kleurstof ontstaat; dus zullen bladen en stengels bij tusschen de beide grenzen liggende temperaturen groeien en geel blijven [2]. Zij ligt eveneeens hooger dan de ontkiemingsgrens; bij Zea Maïs en Phaseolus multiflorus b. v. ligt zij omstreeks 17°, de ontkiemingsgrens bij 9,4°. De grenzen voor de ontwikkeling van nieuwe en voor de prikkelbaarheid van volwassen bladen van Mimosa pudica vallen ongeveer te zamen, nl. bij 15—16° [3]. De grens der sapstijging tengevolge van filtratie ligt voor den Wijnstok bij 7°, terwijl de ontkiemingsgrens, ofschoon niet onderzocht, naar den pag. 75 vermelden regel waarschijnlijk hooger ligt. De grens der protoplasma-beweging ligt bij Cucurbita Pepo bij 17°, die der ontkieming bij 13,7°.

De bloemen ontplooien zich bij sommige planten [4] (wellicht bij alle?) reeds bij lager temperatuur dan die, welke voor den groei der bladen noodig is, hetgeen vooral duidelijk waargenomen kan worden bij voorjaarsplanten (Helleborus niger, Hepatica triloba, e. a. [5]) en bij Soldanella alpina [6], die soms door sneeuw overdekt hare bloemen geheel ontplooit.

Worden de grenzen eener functie overschreden dan begint de stilstand in sommige gevallen plotseling, in andere (protoplasma-beweging, prikkelbaarheid) slechts langzaam zich te vertoonen. Een langdurig verblijf in een omgeving, wier temperatuur boven de hoogste of beneden de laagste grens voor eenige functie ligt kan onder sommige omstandigheden voor de plant doodelijk zijn [7].

In alle goed onderzochte gevallen *neemt de snelheid eener functie met eigene temperatuurgrenzen toe, als de temperatuur boven de laagste grens stijgt; bij het bereiken van een bepaalden warmtegraad treedt een maximum van snelheid en intensiteit der functie op, terwijl zij boven dit maximum met stijgende temperatuur tot aan haar bovenste grens afneemt.*

Het toenemen van de functie bij stijging der temperatuur is in vele gevallen waargenomen, het bereiken van een optimum, en de

---

1) Zie de voorbeelden op pag. 77.
2) Zie pag. 64.
3) Sachs, < Flora. 1863, p. 452.
4) Du Hamel, Physique des arbres. II. p. 279.
5) Du Hamel, Physique des arbres. II. p. 279.
6) Lortet, < Bot. Ztg. 1852. p. 648.
7) Zie pag. 60—61.

verlangzaming boven dit, slechts in weinige gevallen. Zoo nemen de prikkelbaarheid der bladen van Mimosa, de snelheid der bewegingen van de zijblaadjes van Hedysarum gyrans, de vorming van groene kleurstof in geëtioleerde planten onder den invloed van het licht, de sapstijging door filtratie en de assimilatie met stijgende temperatuur toe, zonder dat het bekend is, of de temperatuur, waarbij deze functiën het krachtigst zijn met haar hoogste grens samenvalt of niet. Een optimum, dat niet met het maximum samenvalt, is bij de ontkieming en de beweging van het protoplasma waargenomen.

Het optimum, of die temperatuur, waarbij een functie het krachtigst plaats vindt, is voor verschillende functiën der zelfde plant, en voor dezelfde functiën bij verschillende planten verschillend, voor zoover de bekende gevallen hierover laten oordeelen. Voor de ontkieming varieert het optimum tusschen 27° en 34° [1]), naar gelang der soort, voor de protoplasma-beweging tusschen 38° en 40° [2]), voor de onderzochte soorten.

Het optimum voor het te voorschijn treden der radicula ligt, zooals uit een vergelijking van mijne proeven met die van De Candolle blijkt [3]), bij dezelfde soorten lager dan dat voor de verdere ontwikkeling van den kiemwortel. Zoo ligt bij Cucumis Melo het eerste bij 25°, het laatste boven 37,2° en bij Sinapis alba, Lepidium sativum en Linum usitatissimum het eerste bij 21°, het laatste omstreeks 27°.

Voor andere functiën is een vergelijkend onderzoek der optima nog niet ten uitvoer gebracht. Het is zeer wenschelijk, dat dit spoedig geschiede, daar uit de praktijk der horticulteurs schijnt te volgen: *dat een bepaalde verhouding tusschen de warmte van den grond en die van de lucht voor het snelle kweeken van planten het voordeeligste is.* In den regel moet de grond buiten omstreeks 2° warmer zijn dan de lucht, terwijl in kassen niet zelden een onderscheid van 3—4° in gelijken zin het voordeeligst bevonden wordt [4]). Zoowel een te sterke als een te geringe verwarming van den bodem is voor de planten nadeeelig. Lucas verkreeg te Reutlingen door verwarming van den bodem 90% suiker uit druiven, terwijl niet verwarmde velden derzelfde variëteit slechts 80% opleverden .De snellere groei

1) Zie pag. 75.
2) Zie pag. 54—55.
3) Volgens eigen proeven. zie pag. 74.
4) Lucas, in < Verhandl. d. dritten Congresses von Gärtn. u. Botanikern zu Hamburg, 1869. p. 31—37.

van Meloenen, als de aarde om hunne wortels verwarmd wordt, is een bekend verschijnsel. Stekken van allerlei boomsoorten groeiden eveneens beter, wanneer de grond iets warmer was dan de lucht. Deze verschijnselen in hunne bizonderheden na te gaan en zoo den waren aard en de oorzaak er van te ontdekken, blijft echter nog aan latere proeven voorbehouden. Een rechtstreekschen invloed van de temperatuur van den grond op in de lucht levende organen aan te nemen is niet geoorloofd, daar op pag. 78 aangetoond is, *dat op den groei van eenig orgaan slechts die temperatuur invloed heeft, die het zelf bezit.*

Een tot nu toe geheel onverklaard verschijnsel is het, *dat temperatuursveranderingen soms een ander gevolg hebben dan dat, hetwelk de nieuw ontstane temperatuur, constant werkende, zou veroorzaken* [1]), zooals dit bij plotselinge verwarming van cellen met zich bewegend protoplasma waargenomen wordt. Overeenkomstig met de hierdoor bewerkte vertraging der beweging, is de beweging kort na snelle verkoeling langzamer, dan met de nieuwe temperatuur overeenkomt. *Deze vertraging der protoplasma-beweging is een functie van de snelheid der temperatuursveranderingen,* m. a. w. zij is des te grooter, naarmate de verwarming of de verkoeling sneller is, of wel, naarmate de verandering in denzelfden tijd meer graden bedraagt [2].)

1) Zie voor eenige eigen onderzoekingen om de bewering te weerleggen, dat snelle temperatuursveranderingen planten ziek maken of dooden kunnen, pag. 26—27.

2) Volgens eigen onderzoekingen, pag. 28—30.

SUR LA PERMÉABILITÉ DU PROTOPLASMA DES BETTERAVES ROUGES.

Le protoplasma des cellules adultes du parenchyme des betteraves rouges forme des vésicules minces, composées d'une matière mucilagineuse, et qui contiennent une solution aqueuse de différentes substances, parmi lesquelles le sucre de canne et une matière colorante rouge se rencontrent surtout en proportion notable. Le protoplasma lui-même est incolore.

Si l'on coupe des morceaux du parenchyme de ces racines, qu'on les lave bien avec de l'eau, pour enlever le contenu des cellules qui ont été divisées par la section, et qu'ensuite on les laisse dans l'eau pendant 15 jours, ou même davantage, on ne trouve dans ce liquide aucune trace de sucre ni de matière colorante 1). Il résulte de là que la paroi cellulaire, ou le protoplasma, ou tous les deux à la fois, sont imperméables à ces substances. D'après les recherches de M. Nägeli, la paroi des cellules est perméable à la matière colorante, tandis que le protoplasma ne l'est pas. Si l'on met des fragments de betterave rouge, pendant une couple de jours, dans une dissolution un peu concentrée de sucre de canne, on observe sous le microscope que le protoplasma s'est éloigné, sur tout son pourtour ou seulement en certains points, de la paroi de la cellule: la vacuole entourée par le protoplasma est donc, dans ce cas, plus petite qu'à l'état normal. On peut en conclure que la solution sucrée a pénétré à travers la paroi cellulaire et a enlevé de l'eau au protoplasma. Le fait que des fragments de betterave rouge n'abandonnent pas de sucre à l'eau, ne peut donc tenir qu'à l'imperméabilité du protoplasma pour cette substance. Quant à l'eau, le protoplasma la laisse passer très facilement.

Si l'on place une petite rouelle du parenchyme d'une betterave rouge sous le microscope, dans une dissolution concentrée de

---

1) Des fragments de fruits à chair succulente, placés dans l'eau, n'y laissent pas non plus diffuser immédiatement leur sucre et leur matière colorante; mais ici, par suite de la mortification du protoplasma, la diffusion s'observe ordinairement déjà au bout de quelques heures (Hofmeister, *Die Pflanzenzelle,* p. 4).

chlorure de sodium, on voit bientôt, dans toutes les cellules, le protoplasma se retirer de la paroi cellulaire. Là où l'imbibition du sel se fait avec le plus d'activité, il n'est pas rare que le protoplasma se déchire et que, par suite, le contenu coloré de la vacuole s'échappe. Quand l'imbibition est plus lente, le protoplasma forme après peu de temps une sphère parfaite dans chaque cellule; dans un petit nombre de cellules seulement, on observe deux ou plusieurs sphères protoplasmatiques, qui enveloppent chacune une portion du contenu coloré. En opérant sur un tissu qui était resté pendant une couple de jours dans une dissolution concentrée de chlorure de sodium, je trouvai le diamètre des sphères protoplasmatiques plus petit que la moitié du diamètre moyen de l'espace circonscrit par la paroi de la cellule. Comme conséquence naturelle de cette diminution de volume de la vacuole, sa couleur était devenue plus foncée. Nécessairement, le degré de concentration du liquide sucré s'était aussi accru et la proportion d'eau d'imbibition du protoplasma avait diminué.

Lorsqu'un fragment de parenchyme, qui a séjourné pendant deux fois vingt-quatre heures dans une dissolution concentrée de chlorure de sodium et qui en est par conséquent entièrement imbibé, est porté dans l'eau, la matière colorante ne tarde pas à se répandre dans ce liquide, et après une couple de jours, si l'eau est renouvelée de temps en temps, le tissu est complétement décoloré. En répétant l'expérience sous le microscope, on voit les sphères protoplasmatiques augmenter rapidement de volume, jusqu'à ce qu'elles soient exactement appliquées contre la paroi de la cellule; après cela, toutefois, elles continuent encore à perdre de la matière colorante. Quand l'eau pénètre avec une grande vitesse à travers la paroi cellulaire, on voit parfois le protoplasma se rompre et son contenu s'échapper sous forme d'un nuage rouge. Cette dernière particularité peut surtout être observée si, après avoir coupé un morceau de parenchyme qui a été maintenu pendant un temps suffisant dans la dissolution saline, on isole de quelques-unes des cellules atteintes par la section les sphères intactes du protoplasma; ce qu'on obtient, par exemple, en frappant avec le tissu de petits coups sur une lame de verre humectée de la solution saline. De pareilles sphères montrent sous le microscope le phénomène de la rupture, quand on étend la solution dans laquelle ils se trouvent.

Ce n'est qu'en cas de dilution extrêmement lente du liquide, que des corps protoplasmatiques, contractés dans une dissolution de chlorure de sodium, reprennent de l'eau, en augmentant de volume,

sans perdre leur imperméabilité pour le sucre et pour la matière colorante.

Des morceaux cubiques de 15 mm. de côté, pris dans une même betterave rouge, furent placés, après avoir été lavés avec de l'eau, dans des solutions de chlorure de sodium à différents degrés de concentration. Au bout de trois jours, on retira de chaque dissolution un des morceaux qui y étaient plongés, pour l'examiner au microscope. Les dissolutions, qui occupaient un volume de 400 centim. cubes, furent ensuite étendues toutes les 24 heures, de manière que leur concentration diminuât chaque fois de 1% [1]; leur volume fut maintenu constant pendant toute la durée de l'expérience; de temps en temps on soumettait de nouveau à un examen microscopique un des morceaux conservés dans chaque liquide. L'oberservation microscopique avait pour but de déterminer la longueur moyenne des diamètres des sphères protoplasmatiques. Dans une dissolution de 30% cette longueur fut trouvée égale à 0,042 mm.; elle n'avait pas varié d'une manière appréciable au bout de 7 jours, c'est-à-dire lorsque la concentration eut été réduite successivement à 23%. Dans une dissolution de 20% elle était également de 0,042, et après dilution pendant 7 jours, jusqu'à 13%, 0,053 mm. Dans une dissolution de 10% elle était de 0,059 mm., et après dilution pendant 7 jours, jusqu'à 3%, 0,065 mm. Bien que, dans ces expériences, le degré de concentration ne changeât chaque fois que de 1%, le tissu se décolorait pourtant toujours à la surface des fragments, jusqu'à une profondeur de quelques millimètres [2]; pour les cellules situées plus à l'intérieur, la variation brusque de la concentration se changeait naturellement en variation graduelle, à cause de la lenteur de la diffusion à travers les couches superficielles.

Des morceaux de parenchyme d'une autre betterave avaient séjourné dans une dissolution de chlorure de sodium de 5% et ne montraient qu'une très faible contraction du protoplasma; le liquide ayant ensuite été dilué très lentement, et la totalité du sel ayant finalement été extraite par lavage, les fragments ne cédèrent de la matière colorante qu'à leur surface; le protoplasma des cellules

---

1) Les chiffres relatifs aux degrés de concentration indiquent, en poids, le nombre des parties de matière sèche dissoutes dans 100 parties d'eau.

2) Dans les expériences postérieures, faites avec d'autres sels la décoloration à la surface, aussi bien en cas d'accroissement que de décroissement rapides de la concentration, fut également observée, mais seulement lorsque la concentration initiale ou finale, ou toutes les deux, donnaient lieu à la contraction du protoplasma.

internes s'était donc de nouveau appliqué directement contre la paroi sans perdre ses propriétés primitives.

Un fragment de parenchym resta quatre jours dans une dissolution de chlorure de sodium de 5%; le protoplasma s'était écarté de la paroi, mais pas assez pour devenir tout à fait sphérique; le fragment ayant ensuite été placé dans une dissolution de 30%, les corps protoplasmatiques prirent la forme de sphères régulières.

Il résulte de ces expériences que le protoplasma, qui s'est contracté dans des dissolutions salines, peut augmenter de volume et se rétablir dans son état primitif si la dilution du liquide se fait avec une lenteur suffisante, tandis qu'il est susceptible d'éprouver une nouvelle diminution de volume lorsque la concentration du liquide devient plus forte. En d'autres termes, au sein de dissolutions salines, le protoplasma conserve pendant longtemps la propriété de pouvoir se dilater ou se resserrer, ainsi que celle de se laisser traverser par certaines matières et d'en arrêter d'autres au passage. Les phénomènes observés sur des corps protoplasmatiques contractés dans des dissolutions salines, peuvent donc conduire à des conclusions légitimes relativement aux caractères du protoplasma vivant.

Des morceaux de parenchyme de betterave, en cubes de 15 mm. de côté, furent déposés dans une dissolution de chlorure de sodium de 30%. Quelques jours après, un de ces morceaux fut examiné au microscope; d'autres furent étudiès successivement, chaque fois à une semaine d'intervalle, le degré de concentration du liquide restant d'ailleurs invariable; l'expérience fut continuée pendant un mois. Durant tout ce temps le diamètre moyen des sphères protoplasmatiques demeura égal à 0,040 mm. Le séjour prolongé dans la dissolution avait tué le protoplasma des cellules les plus éloignées du centre des fragments, de sorte que le sucre et la matière colorante s'en étaient échappés; mais les cellules internes n'avaient encore subi aucune altération au bout du mois. Des morceaux d'une autre betterave rouge furent placés dans une dissolution de chlorure de sodium de 5%, ou les corps protoplasmatiques se retirèrent un peu de la paroi des cellules: une immersion de 14 jours dans cette dissolution n'amena aucun changement: le volume des sphères protoplasmatiques n'avait donc pas varié appréciable.

Dans la supposition que le protoplasma soit perméable au chlorure de sodium, la dissolution de sucre de la vacuole, à laquelle de l'eau a été enlevée par la dissolution extérieure, aurait, dans ces expériences, absorbé du chlorure de sodium. D'après les observa-

tions rapportées en premier lieu, elle n'a pas pu perdre du sucre; son degré absolu de concentration (c.-à-d. la somme des concentrations de toutes les matières qui s'y trouvent en dissolution) aurait donc augmenté. Le résultat eût que son pouvoir d'attraction sur l'eau serait devenu plus grand, et que par conséquent elle aurait aussi pris de l'eau à la dissolution ambiante; en d'autres termes, pour chaque molécule de cel passée à travers le protoplasme, le contenu de la cellule aurait aussi absorbé de l'eau. Le volume des sphères protoplasmatiques devrait donc, dans cette hypothèse, augmenter par le séjour dans une dissolution de sel marin d'une concentration constante. Or, comme les expériences précédentes montrent qu'il n'en est pas ainsi, on peut en conclure que le protoplasma, ou bien n'est pas perméable du tout au chlorure de sodium, ou bien ne l'est qu'à un très faible degré.

Pour savoir si le protoplasma des betteraves rouges a aussi pour d'autres sels une perméabilité si restreinte, j'ai procédé de la manière suivante. A l'égard de chacun des sels que je voulais employer, j'ai cherché d'abord quel était le plus faible degré de concentration qui pût encore donner lieu à la contraction du protoplasma des cellules colorées en rouge; ensuite, des fragments de parenchyme de la même betterave furent maintenus pendant longtemps dans des dissolutions salines ayant les degrés (constants) de concentrations qui venaient d'être trouvés. Si, par ce contact prolongé, le léger retrait que le protoplasma avait d'abord éprouvé par rapport à la paroi de la cellule disparaissait, si par conséquent le volume du protoplasma augmentait, le raisonnement développé ci-dessus conduisait à admettre que, outre l'eau, du sel avait aussi pénétré dans la vacuole à travers le protoplasma; si, au contraire, le protoplasma restait pendant longtemps éloigné en quelques points de la paroi de la cellule, on pouvait en inférer que son volume ne s'était pas accru d'une manière appréciable et, par suite, qu'il n'avait laissé passer que peu ou point de sel.

Des dissolutions de différents sels, aux plus faibles degrés de concentration où elles peuvent enlever de l'eau au protoplasma, possèdent naturellement des affinités égales pour l'eau. Comme il est probable que ces affinités sont, au moins approximativement, proportionnelles aux vitesses de diffusion des sels, on peut, connaissant la quantité cherchée pour un des sels, calculer sa valeur approchée pour les autres, ce qui abrége les recherches expérimentales.

Une épreuve préliminaire, avec le nitre, m'apprit qu'une disso-

lution de 4% ne donnait pas lieu à la contraction du protoplasma des cellules de la betterave soumise à l'examen, mais que cet effet était produit par des dissolutions de 8%, 12% et au-delà. Pour la suite des expériences, je pris donc des dissolutions de 5, 6 et 7%, dont les deux premières restèrent inactives, tandis que la troisième détermina la contraction. La concentration limite est donc intermédiaire entre 6 et 7%. Je trouvai de la même manière, pour différents sels, les concentrations limites suivantes, obtenues en opérant sur des fragments de parenchyme d'une même betterave, pour laquelle la limite propre à la dissolution de sucre était entre 27 et 28%.

$Mg\,SO_4$	26—28%
Na_2SO_4	17—18 „
$Na\,NO_3$	6—7 „
$K\,NO_3$	6—7 „
$K\,Cl$	4—5 „
$Na\,Cl$	3—4 „ [1]

Une dissolution concentrée de gypse ne donna pas de contraction.

Des fragments de parenchyme de la même betterave rouge furent placés maintenant, après avoir été lavés avec de l'eau, dans des dissolutions des sels compris au tableau précédent, dissolutions dont la concentration dépassait toujours de 1% le plus élevé des

1) Le protoplasma étant, comme on le verra plus loin, imperméable à ces sels, les chiffres du tableau indiquent réellement des degrés de concentration auxquels les sels désignés attirent l'eau avec des forces égales. Bien que ces déterminations, par la nature même de la méthode suivie, ne soient pas susceptibles d'une grande exactitude. elles ont pourtant de l'intérêt, en ce sens que la question n'a pas encore été étudiée par des moyens purement physiques, et que l'existence de membranes propres à cette étude n'est même pas encore tout à fait certaine. (D'après M. Fick, *Pogg. Ann.* 94, p. 82, on pourrait employer peut-être des pellicules de collodion desséché). Il est clair, en tout cas, que pour beaucoup de recherches comparatives sur les dissolutions salines, ce n'est pas l'égalité des poids de sel dissous dans une même quantité de liquide, qui doit servir à la définition de l'égalité de concentration, mais bien l'égalité des pouvoirs attractifs des dissolutions pour l'eau; c'est ainsi, par exemple, qu'une dissolution de $MgSO_4$ de 28% et une dissolution deCl de 4% devraient être regardées comme ayant (à peu près) le même degré de concentration.

Des recherches ultérieures devront décider si les degrés d'affinité pour l'eau, donnés par cette méthode, sont exactement proportionnels aux vitesses spécifiques de diffusion; pour le sucre et $MgSO_4$ Graham a trouvé des pouvoirs diffusifs égaux, et les expériences ci-dessus leur attribuent aussi des affinités égales pour l'eau; pour KCl et NaCl, au contraire, il paraît y avoir une différence (la vitesse de diffusion de KCl est, d' aprés Graham, plus grande que celle de NaCl).

deux chiffres indiqués pour le sel correspondant. Après une couple de jours, le protoplasma, comme on devait s'y attendre, était un peu contracté dans tous les échantillons; 14 jours plus tard il ne s'était pas encore appliqué de nouveau contre la paroi de la cellule, d'où l'on doit conclure qu'il n'avait pas, ou presque pas, absorbé de sel.

Il résulte de ces expériences que *le protoplasma vivant n'est pas perméable ou ne l'est qu'à un degré excessivement faible, pour un grand nombre de matières solubles dans l'eau.* L'existence de différentes substances à l'état dissous dans la vacuole circonscrite par le protoplasma prouve, d'un autre côté, qu'il y a aussi des matières solubles auxquelles ce protoplasma est perméable, bien que peut-être à un faible degré seulement. Quant à la nature des matières susceptibles de le traverser, on reste dans le doute, vu qu'il est souvent certain, et toujours possible,que les matières contenues dans la vacuole sont dérivées, par voie de métamorphose chimique, de celles qui y ont pénétré réellement; cela est évident, par exemple, pour le sucre et la matière colorante rouge des betteraves.

La seule substance pour laquelle j'aie pu constater, au microscope, la propriété de traverser le protoplasma vivant des betteraves rouges est l'ammoniaque. Une dissolution de la matière colorante rouge des betteraves est décolorée par l'ammoniaque, avec formation de produits humiques, et au microscope cette réaction peut aussi s'observer dans le tissu même. Si la solution ammoniacale est un peu concentrée, elle tue les cellules et, dans l'espace de quelques heures, dissout tout le protoplasma. Mais si elle est très étendue, elle détruit la matière colorante sans endommager le protoplasma. Ayant placé des tranches minces d'une betterave rouge dans une solution étendue (obtenue en ajoutant à un centimètre cube d'eau une seule goutte d'une dissolution concentrée d'ammoniaque), je vis la couleur passer d'abord au brun foncé et ensuite au brun-jaunâtre clair; au bout d'une heure la décoloration était complète; les matières humiques qui s'étaient formées n'avaient pas abandonné le tissu, et même 24 heures après on ne trouva aucune apparence de diffusion de ces matières. Quelques-unes des lamelles ainsi traitées furent débarrassées de l'ammoniaque par le lavage, après quoi on les introduisit dans une solution de chlorure de sodium de 10%. Sous l'influence de ce liquide les corps protoplasmatiques se contractèrent et prirent bientôt la forme de sphères, qui enveloppaient le contenu coloré en jaune et qui empêchèrent pendant long-

temps la sortie des matières humiques. D'autres tranches, dont le matière colorante avait été détruite par un peu d'ammoniaque lorsqu'elles se trouvaient déjà dans la solution de chlorure de sodium de 10%, et dont l'ammoniaque avait ensuite été enlevée par des lavages avec cette même solution de chlorure de sodium, furent conservées dan cette solution pendant plus de trois jours, sans que le protoplasma laissât passer les matières humiques.

La conclusion à tirer de ces expériences, c'est que le protoplasma des betteraves rouges, mis en contact avec des dissolulutions ammoniacales faibles mais contenant toutefois assez d'ammoniaque pour décolorer le liquide de la vacuole, peut se laisser traverser osmotiquement par ces dissolutions, sans en éprouver d'effet nuisible pour ses propriétés vitales.

Il est extrêmement probable que la perméabilité du protoplasma d'autres plantes est également trés limitée; c'est ainsi que partout où l'on trouve, dans le règne végétal, des cellules immédiatement voisines, dont le contenu liquide, de nature chimique différente, ne se mêle pas de l'une à l'autre, la raison doit en être cherchée uniquement dans l'imperméabilité du protoplasma pour les matières contenues.

Si, d'après cela, le protoplasma forme une couche mucilagineuse entourant la vacuole de l'intérieur de la cellule et peu ou point perméable aux matières qui s'y trouvent à l'état dissous, il s'ensuit que ce contenu liquide de la vacuole, à cause de son degré plus élevé de concentration, doit chercher incessamment à absorber de l'eau du milieu ambiant, et doit tendre par conséquent à augmenter de volume. Il résulte de là, lorsque le tissu renferme de l'eau en quantité suffisante, une pression sur le protoplasma et sur la paroi de la cellule, pression à laquelle la tension de cette paroi fait équilibre dans les cas ordinaires.

Si l'on introduit un fragment de tissu dans une dissolution suffisamment concentrée de la même matière qui constitue l'élément principal du contenu cellulaire, l'équilibre n'existera que lorsque la concentration du liquide extérieur au protoplasma sera égale à celle du liquide renfermé à son intérieur. Jusqu'à ce que ce point soit atteint, la dissolution la plus étendue cédera de l'eau à l'autre. On a, de cette manière, un moyen de déterminer le degré de concentration du contenu des cellules. En plaçant des fragments du parenchyme d'une betterave rouge dans des dissolutions de sucre de canne de divers degrés de concentration, j'ai trouvé qu'une solution de 27% n'occasionnait aucun changement, tandis que dans une dissolution

de 28% le protoplasma de la plupart des cellules rouges s'était un peu éloigné de la paroi. Si l'on n'a égard qu'au sucre de la vacuole, et qu'on néglige le principe colorant et les autres matières dissoutes, le degré de concentration de la dissolution de sucre, dans ces cellules, se trouvait donc entre 27 et 28%. En tenant compte aussi des autres matières, cette concentration était plus faible; mais, si une analyse chimique avait déterminé les proportions relatives de ces matières, et si en outre on connaissait leur affinité pour l'eau, comparée à celle du sucre, on pourrait calculer, d'aprés le résultat de notre expérience, le degré absolu de concentration de chaque matière dans le contenu des cellules. Cette méthode fournit le moyen de suivre, par exemple, les changements que la concentration éprouve avec les progrès de l'âge, etc. Elle nous apprend immédiatement, entre autres, que le degré de concentration diffère très peu dans la plupart des cellules rouges d'une même betterave, mais qu'il y en a toujours quelques-unes dont la concentration est notablement plus faible que celle des autres.

(Archives Néerlandaises T VI 1871, p. 117).

SUR LA MORT DES CELLULES VÉGÉTALES PAR L'EFFET D'UNE TEMPÉRATURE ÉLEVÉE.

Dans un Mémoire considérable sur la limite supérieure de température de la vie végétale (*Flora*, 1864, pag. 5) M. Sachs a déterminé pour grand nombre de plantes la chaleur la plus élevée qu'elles peuvent supporter pendant peu de temps sans danger pour leur vie, et il a examiné les changements que manifestent dans leurs caractères visibles et dans leur pouvoir diffusif les cellules tuées par une chaleur trop forte. Depuis lors, cette question n'a plus été que rarement touchée, et seulement à l'occasion de recherches sur d'autres sujets.

J'ai déjà communiqué antérieurement mes expériences sur la limite de température de la vie végétale (*Arch. néerl.*, V, pag. 385); aujourd'hui, je me propose de faire connaître les résultats de quelques recherches sur les changements qui se produisent dans les cellules quand cette limite est franchie, et de comparer ces changements, au moins en ce qui concerne le protoplasma, avec ceux qui s'observent lorsque la mort est amenée par d'autres causes. A la fin de mon Mémoire, j'essaierai de jeter quelque jour sur les modifications moléculaires qui accompagnent la mort du protoplasma des cellules végétales, en prenant pour guides, d'une part, la théorie développée par M. Sachs, dans son *Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen*, sur la structure moléculaire du protoplasma, et d'autre part, les idées émises par M. Hermann, dans son *Grundriss der Physiologie des Menschen*, au sujet du rôle que les matières albumineuses jouent, suivant toute probabilité, dans tous les corps protoplasmatiques, tant des animaux que des végétaux.

I. Changements de la paroi cellulaire.

Tout le monde sait que les tissus des plantes, après avoir été plongés quelque temps dans l'eau bouillante, ont perdu leur fraîcheur et sont devenus tout à fait mous. Comme, d'après les recherches de M. Hofmeister, la fraîcheur d'un tissu est due à la fermeté des parois des cellules, il est clair que par l'ébullition cette fermeté

est détruite, ou du moins considérablement diminuée. Ce changement de la paroi cellulaire est le même que celui auquel donne lieu la mort par le dégel rapide. Sa nature, dans le cas où il est le résultat du dégel, a été étudiée avec soin par M. Sachs (*Berichte der K. Sächs. Gesellsch. d. W.*, 1860, pag. 1—50). Ici, je m'occuperai uniquement de la question de savoir quelles sont les températures les plus basses qui, dans diverses conditions, peuvent effectuer ce changement.

Cinq tronçons de racines de *Stratiotes aloides*, longs chacun de 380,5 mm., ont été tenus une demi-heure dans l'eau bouillante; après ce traitement, ils étaient tout à fait mous, et leur longueur n'était plus, en moyenne, que de 376,0 mm.: le raccourcissement avait donc été de 1,2 pCt. Des tronçons de racines de la même espèce (longs de 200,0 mm.), placés pendant une demi-heure dans de l'eau à 51,0—52,5 degrés C., n'avaient rien perdu de leur fraîcheur ni de leur longueur. D'autres fragments, de la même longueur, qui étaient restés une demi-heure dans de l'eau à 52,5—54°,0 C., étaient devenus un peu flasques et ne mesuraient plus que 199,5 mm.: raccourcissement 0,25 pCt. La limite se trouve donc entre 52°,0 et 54°,0, et à peu de distance au-delà de la limite le changement est moins fort qu'à 100°.

Quand on chauffe des tranches du tissu de racines ou de rhizomes charnus, à 50° ou un peu au-dessus, dans de l'eau d'une température constante, les changements visibles, qui traduisent le changement intime de la paroi cellulaire, ne se manifestent qu'au bout de quelque temps et seulement peu à peu. Les changements visibles, dont il s'agit ici, concernent l'état d'infiltration et la flexibilité du tissu; cette dernière propriété, presque nulle dans le tissu frais et saturé d'eau, peut atteindre un degré assez élevé. A l'aide de ces caractères, j'ai cherché, pour les racines ou rhizomes charnus de différentes plantes cultivées, la température la plus basse à laquelle, dans l'eau et après une exposition de 1½ heure, la paroi cellulaire est modifiée. Les tranches avaient 1 cm. d'épaisseur et, en général, 6—8 cm. de diamètre. La limite de température trouvée dans ces expériences a été: pour le Radis noir, la Rave, le Chou-rave, la Carotte et le Persil, entre 46° et 48° C.; pour le Radis blanc et la Rave longue, entre 48° et 50°.

Des plantes seemées en pots et âgées de 2—3 mois furent plongées pendant une demi-heure, avec leurs tiges et leurs feuilles, dans de l'eau à différentes températures constantes. Lorsque la température de l'eau était de 48°,5 C., les plantes, au sortir de l'eau,

avaient conservé leur fraîcheur, mais après une exposition de 8 heures à l'air elles commençaient à se flétrir, et au bout de 24 heures elles étaient tout à fait flasques et déjà en partie desséchées 1). Si la température s'élevait à 50°,0, les plantes étaient déjà flétries en sortant de l'eau; à 52°,0, elles pendaient également, et plus que les pieds de la même espèce chauffés à 50°; à 54°, la flaccidité était encore plus prononcée. Les plantes chauffées dans de l'eau à 54° et à 56° différaient peu, par l'aspect extérieur, des plantes bouillies. La température-limite était donc située entre 48°,5 et 50°,0 pour ces espèces, savoir: *Phaseolus haematocarpus*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Tropaeolum majus*, *Cannabis sativa* et *Agrostemma Githago*. En opérant de la même manière sur *Polygonum Fagopyrum*, *Convolvulus tricolor*, *Coriandrum sativum* et *Secale Cereale*, je trouvai la limite entre 50°,0 et 52°,0; les phénomènes furent d'ailleurs semblables à ceux qu'avaient offerts les espèces précédentes.

De toutes ces expériences il résulte, que la limite de température n'est pas la même pour toutes les espèces et pour tous les organes, et que, immédiatement au-dessus de cette limite, le changement, en un temps égal, est moins considérable que celui qui a été provoqué par des températures plus élevées. Ce dernier résultat mérite d'être développé un peu plus, vu qu'il fait mieux connaître la nature de la limite cherchée.

Le raccourcissement du tissu donne le moyen de suivre, la mesure à la main, le changement de la paroi cellulaire. Des portions de tiges et de feuilles adultes de différentes plantes furent immergées, pendant un temps déterminé, dans de l'eau à des températures très diverses, mais constantes; je leur donnai, avant l'expérience, une longueur commune de 200,0 mm.; la longueur après l'expérience se voit dans le tableau suivant:

	Durée de l'échauffement en minutes.	50°	55°	60°	70°	100°
Geranium cinereum (vieux pétioles)	10	200	200	200	200	199
	30	200	200	200	200	199
Scirpus maritimus (feuilles)	10	200	200	200	200	199
	30	200	200	200	200	199

1) Cet état de flaccidité et le dessèchement doit être attribué, comme on le verra plus loin, à ce que le protoplasma avait été tué par la chaleur et à ce que, par suite, la paroi cellulaire elle même avait bientôt perdu sa fraîcheur.

	Durée de l'échauffement en minutes.	50°	55°	60°	70°	100°
Hemerocallis fulva (feuilles)......	10	200	200	199,5	199,5	199
	30	200	200	199,5	199	199
Solanum nigrum (jeunes tiges)...	10		200		199	196,5
	30	200	199,5		199	195,5
Cirsium monspessulanum (jeunes) tiges)........................	10	200	200	199,5	199,5	198
	30	200	200	199,5	199,2	198
Helianthus annuus (tiges)........	10	200	199,5	199,5	199	199
	30	200	199,5	199,5	199	198
Phaseolus haematocarpus (jeunes tiges........................	10	200	200	199,5	198,5	181
	30	200	200	199,5	198,2	181
Phaseolus haematocarpus (tige étiolée sans axe hypocotyle)...	10	200	200	198	195	181
	30	200	197	197	194	180
Phaseolus haematocarpus (axe hypocotyle étiolé)................	10	200	200	199	199	196
	30	200	199,5	198,5	198,5	196

Ce tableau montre très clairement que le changement, en des temps égaux, est d'autant plus grand que la température est plus élevée, et que, à une température déterminée, il ne se produit pas subitement, mais peu à peu. La proportion d'eau et l'âge ont de l'influence sur l'étendue du changement, car les tissus jeunes et riches en eau se raccourcissent plus que les tissus plus vieux et moins gorgés d'eau. Le fait que, chez quelques espèces du tableau, la limite prend une valeur différente lorsque la durée du séjour dans l'eau chaude n'est pas la même, s'explique, quand on considère que la quantité d'eau imbibée augmente pendant l'expérience, et que la limite de température est d'autant plus basse que le tissu contient plus d'eau d'imbibition (Sachs, *Flora* 1864, p. 33).

Si l'on fend suivant leur longueur des tronçons de jeunes tiges de *Phytolacca decandra*, de manière à les diviser en trois parties égales retenant chacune de l'épiderme et du parenchyme, ces bandes s'enroulent en hélice dans l'eau froide, par l'effet de l'absorption qui a lieu dans les parois des cellules; le parenchyme se trouve par suite au côté convexe. Porte-t-on alors les bandes dans l'eau bouillante, les parois des cellules perdent leur consistance, et par conséquent les bandes se déroulent. Pour étudier par cette méthode la limite du changement de la paroi cellulaire, j'ai placé de pareilles bandes, après qu'elles s'étaient saturées d'eau à 19° C., dans de l'eau à diverses températures constantes, et j'ai compté les tours de spire, d'abord avant l'introduction dans l'eau chande, puis, après, toutes les cinq minutes. Le tableau suivant contient les résultats de cette expérience.

	Température de l'eau	Tours de spire: Avant:	Après: 10	15	20	25	35 min.
A	55°,0 C.	4	$2\frac{1}{2}$	$1\frac{7}{8}$	$1\frac{1}{2}$		
B	52,5	$3\frac{1}{2}$	$2\frac{3}{4}$	$2\frac{1}{8}$	$1\frac{3}{4}$		
C	50,0	$4\frac{1}{2}$	$4\frac{3}{4}$	4	$3\frac{1}{2}$	$2\frac{3}{4}$	
D	48,0	$3\frac{3}{8}$	4	4		$2\frac{3}{4}$	$2\frac{3}{8}$

On voit que, à 55°,0 et à 52°,5, le déroulement commençait immédiatement et atteignait peu à peu son maximum; à 48°,0 et à 50°,0, au contraire, l'enroulement et par conséquent la tension entre le parenchyme et l'épiderme augmentaient d'abord, par suite d'une nouvelle absorption d'eau par la paroi cellulaire, mais après un certain temps, plus court à 50°,0 et plus long à 48°,0, cette augmentation cessait, pour faire place au déroulement, c'est-à-dire, à une perte de consistance. Une bande qui, après s'être saturée dans l'eau froide, était restée pendant 10 minutes dans de l'eau à 48°, où elle avait augmenté le nombre de ses tours de spire, fut portée ensuite dans de l'eau à 19°; elle y conserva pendant plus de 24 heures sa fraîcheur et le surcroît d'enroulement qu'elle avait pris à 48°. Des températures qui, appliquées pendant peu de temps, ne modifient pas la paroi cellulaire d'une manière sensible, peuvent donc devenir nuisibles lorsque leur action se prolonge; la cause en est évidemment l'accroissement de la quantité d'eau d'imbibition pendant le séjour dans l'eau chaude.

Le temps pendant lequel un organe peut supporter une température élevée, dont l'action suffisamment continuée amènerait la mort, dépend d'ailleurs, ainsi que M. Sachs l'a déjà remarqué dans ses expériences sur la limite de température (*Flora*, 1864, pag. 11), de l'âge et de la nature de cet organe.

Je passe maintenant à la question de savoir, si la température la plus basse à laquelle la consistance de la paroi cellulaire se trouve détruite, est la même que la température-limite de la vie des plantes. La comparaison des expériences décrites p. 96 avec les limites que j'ai données antérieurement 1) pour la vie de ces espèces, peut fournir la réponse à cette question. Dans le tableau suivant, je mets en regard l'une de l'autre les deux limites en question. La colonne I contient les températures entre lesquelles est comprise la limite relative à la vie des plantes, la colonne II, celles entre lesquelles se trouve la limite relative au changement de la paroi cel-

1) *De invloed van de temperatuur op de levensverschijnselen der planten*, 1870, pag. 13, 14.

lulaire (en ½ heure). Les deux séries d'experiences ont eu lieu dans l'eau.

	I.	II.
Phaseolus haematocarpus	44,1—45,8°C	48,5—50,0°
Lupinus albus	44,1—45,8	48,5—50,0
Tropaeolum majus	44,1—45,8	48,5—50,0
Cannabis sativa	44,1—45,8	48,5—50,0
Agrostemma Githago	44,1—45,8	48,5—50,0
Polygonum Fagopyrum	44,1—45,8	50,0—52,0
Convolvulus tricolor	44,1—45,8	50,0—52,0
Secale Cereale	46,5—48,5	50,0—52,0

La température-limite pour le changement de la paroi cellulaire (dans l'eau et après une demi-heure) est, comme on voit, toujours de quelques degrés plus élevée que la limite de la vie; la cause de la mort des plantes, sous l'influence de la chaleur, doit donc être cherchée dans la mort du protoplasma.

Des racines de *Stratiotes aloides*, qui avaient séjourné une demi-heure dans de l'eau à 50°, étaient encore tout à fait fraîches d'aspect; introduites dans une dissolution de la matière colorante rouge des betteraves, elles se teignirent au bout de quelque temps en rouge foncé, ce qui prouve que leur protoplasma était tué. Dans cette expérience aussi, la limite pour le changement de la paroi cellulaire était donc située plus haut que la limite de la vie.

Pour des tissus très aqueux, il se pourrait que les deux limites coïncidassent; mais, jusqu'ici, on ne sait rien à cet égard.

La connaissance du fait, que la limite de température pour la paroi cellulaire dépasse la limite relative à la vie, conduit à quelques expériences intéressantes.

Des pieds vigoureux de *Cannabis sativa*, *Convolvulus tricolor* et *Phaseolus vulgaris*, cultivés en pots, furent tenus pendant un quart d'heure, tiges et feuilles, dans de l'eau à 48°,0 — 48°,5. Les feuilles ayant alors été essuyées avec précaution, les plantes furent placées sous une cloche de verre, dans un espace saturé de vapeur d'eau. Pendant les deux premiers jours elles restèrent fraîches et vertes, les plus jeunes feuilles seules avaient pris une légère teinte brunâtre; au bout de quatre jours, toutes les feuilles étaient encore fraîches d'aspect, mais leur couleur avait entièrement passé au brun, et, au toucher, elles se montraient très flexibles. La cloche fut alors enlevée: douze heures après, les plantes étaient entièrement desséchées. Pendant cette expérience la température était de 17° C. Le protoplasma des cellules avait donc été tué par la chaleur, tandis que les parois des cellules n'avaient pas éprouvé d'altération direc-

te. Cette expérience fait voir que des plantes dont le protoplasma a été tué, qui sont par conséquent mortes elles-mêmes, peuvent conserver pendant quelque temps tout l'aspect de plantes vivantes, à condition que les parois de leurs cellules ne soient pas altérées. Cela avait déjà été observé par M. Sachs (*Flora*, 1864, pag. 11), qui, dans ses recherches sur la limite de température de la vie végétale, trouva que l'effet nuisible d'une température très peu supérieure à la limite ne se manifestait sur les plantes qu'après un certain laps de temps.

Ayant pris de jeunes plantes de *Phaseolus vulgaris*, que j'avais fait germer dans l'eau sans aucun mélange de terre, j'en tins les racines pendant 1 minute dans de l'eau à 54°,5 C., ce qui suffit pour tuer le protoplasma des cellules. Ensuite les racines furent mises dans de l'eau à la température ordinaire (17°C), de manière que la partie échauffée plongeât seule dans le liquide; la formation de racines adventives fut entièrement empêchée. Pendant cinq jours toutes les parties restèrent fraîches, aussi bien les feuilles, qui se trouvaient à l'air, que les racines. L'absorption de l'eau nécessaire à la transpiration était indiquée par l'abaissement du niveau du liquide dans le vase, comparativement à celui d'un autre vase tout semblable, mais ne contenant pas de plantes. Le sixième jour, les feuilles inférieures commencèrent à se flétrir et à pendre, et quelque temps après les racines elles mêmes étaient devenues flasques.

Plusieurs pots, dans lesquels croissaient des pieds de *Calendula officinalis*, furent introduits dans un appareil d'échauffement, de manière que seulement la terre et par conséquent aussi les racines recevaient l'action de la chaleur; celle-ci fut portée à 60° et maintenue ensuite constante, pendant une demi-heure, entre 60° et 62°. Après cela, les pots furent placés au soleil. Les feuilles ne tardèrent pas à se faner, mais, les pots ayant été bien arrosés, elles reprirent au bout de quelque temps toute leur fraîcheur. A l'aide d'arrosements répétés, cette apparence de santé se maintint pendant plusieurs jours, et il y eut même une couple de boutons à fleur qui s'ouvrirent. Mais après cinq jours, bien qu'on continuât à donner de l'eau, les feuilles commencèrent de nouveau à se flétrir, et quelque temps après, les plantes étaient entièrment desséchées.

Plusieurs autres espèces m'ont présenté ce même phénomène, savoir, que les feuilles des plantes dont les racines viennent d'être tuées par une chaleur ne dépassant pas beaucoup la température-limite de la vie, sont susceptibles de reprendre leur fraîcheur à la suite d'un arrosement.

II. *Changements du protoplasma à la température de l'ébullition.*

Dans ce qui va suivre, j'entendrai par protoplasma l'élément fondamental, hyalin et incolore, à l'exclusion de toutes les parties accessoires qui s'y trouvent à l'état de mélange visible; parmi ces dernières, les seules auxquelles mes recherches s'appliquent également sont celles qui se composent essentiellement de la même matière que le protoplasma, savoir, le noyau cellulaire et les grains de chlorophylle. Là où il s'est agi, dans des cas douteux, de constater la présence d'un de ces trois corps, j'ai toujours eu recours à leur propriété d'absorber l'iode de ses dissolutions et de prendre avec lui une couleur plus foncée que celle du liquide ambiant. Par suite, je dis qu'un corps protoplasmatique est dissous, lorsque cette réaction ne se manifeste pas, même lorsque les éléments accesoires, la fécule par exemple, subsistent encore.

Un corps protoplasmatique est, à l'état vivant, un „corps capable d'imbibition" 1), dont la proportion d'eau peut varier entre de larges limites, et qui est homogène, transparent et fortement réfringent. Dès qu'il est tué par l'ébullution, il a perdu ces caractères et s'est transformé en un corps moins transparent, trouble et granuleux, dont la proportion d'eau est contenue entre des limites si étroites, que ses variations n'entraînent plus un changement sensible du volume. En même temps, l'ébullition a ordinairement pour effet de contracter le protoplasma.

Cette contraction s'observe assez généralement dans les jeunes cellules; on y voit, quand on fait bouillir des tranches microscopiques ayant une épaisseur plus grande que celle d'une cellule, le protoplasma partout écarté de la paroi de la cellule, sous la forme d'un corps plus ou moins sphéroïde, â surface granuleuse et plissée. C'est ce que montrent, par exemple, le parenchyme médullaire du pédoncule très jeune de l'*Hyacinthus orientalis*, la moelle du pétiole très jeune du *Rheum compactum*, les jeunes cellules de l'*Hydrodictyon utriculatum*. Dans le parenchyme des pétioles du *Rheum caspicum* et du *Sium latifolium*, pris avant l'épanouissement du bourgeon, je n'ai pas trouvé de contraction après l'ébullition. Dans les tissus sans chlorophylle, le protoplasma des cellules adultes ne se contracte ordinairement pas par l'ébullition, par exemple, dans celui du pédoncule de l'*Hyacinthus orientalis*, du pétiole du *Rheum*

---

1) Par „corps capable d'imbibition" j'entends un corps pouvant absorber de l'eau et des matières dissoutes dans l'eau (ou d'autres liquides) et augmentant de volume par l'effet de cette absorption.

compactum, de la moelle des feuilles de l'*Agave americana:* les cellules adultes très riches en protoplasma montrent quelquefois la contraction après l'ébullition; exemple, les poils radicellaires de l'*Hydrocharis Morsus Ranae.* Dans les cellules adultes qui contiennent de la chlorophylle, l'ébullition tantôt ne donne lieu à aucune contraction du protoplasma, et tantôt en produit une plus ou moins forte. C'est ainsi que la contraction a été nulle dans de vieilles cellules de l'*Hydrodictyon utriculatum*, dans les cellules à chlorophylle des feuilles de l'*Agave americana*, du *Funkia japonica*, du *Solanum Dulcamara*, des feuilles étiolées ou vertes du *Zea Maïs*, et des cotylédons étiolés de l'*Helianthus annuus;* la contraction a été faible dans les cellules à chlorophylle des feuilles du *Phytolacca decandra*, de l'*Hyacinthus orientalis*, dans les cellules épidermiques du *Vallisneria spiralis;* la contraction a été forte dans les cellules à chlorophylle des feuilles de l'*Iris florentina*, du *Rheum compactum*, du *Sedum Fabaria*, des pétioles du *Pelargonium zonale*, et dans les cellules des *Spiroyra*, *Conferva* et autres Algues.

Dans beaucoup de cellules dont le protoplasma ne forme pas une masse pleine, mais seulement une couche close de toutes parts, comprise entre la paroi de la cellule et la vacuole, ce protoplasma ne montre donc aucune contraction apparente après l'ébullition. Cela peut tenir, ou bien à ce qu'il n'éprouve effectivement aucun retrait, ou bien à ce que la contraction produite est rendue invisible par l'adhérence du protoplasma à la paroi de la cellule. Pour trancher cette question, j'ai introduit les tissus qu'il s'agissait d'étudier dans des dissolutions salines d'une concentration telle, que les corps protoplasmatiques abandonnaient partout la paroi, et que par conséquent l'adhérence était détruite. Ensuite, je faisais bouillir les tissus dans la solution employée. Or, dans la plupart des cas, le protoplasma éprouvait alors une nouvelle contraction, ce que je constatais, soit en dessinant certaines cellules avant et après l'ébullition, soit en déterminant, à ces deux instants, la longueur moyenne des diamètres des corps protoplasmatiques. J'ai pu mettre de cette manière la contraction en évidence dans les corps protoplasmatiques suivants, qui n'en montraient pas trace après une simple ébullition avec l'eau: dans les cellules médullaires sans chlorophylle des feuilles adultes de l'*Agave americana*, dans les cellules du parenchyme des Betteraves rouges, dans les cellules médullaires à chlorophylle du pédoncule du *Corydalis solida* et du jeune axe hypocotyle du *Phaseolus haematocarpus.* (Chaque fois après ébullition dans une dissolution de chlorure de sodium de 10 pCt.)

Fréquemment, toutefois, l'ébullition ne donne lieu à aucun changement appréciable du volume, même après que le protoplasma a été isolé de la paroi, et alors la production d'une contraction réelle, bien que très faible, peut seulement être inférée de la circonstance, que la surface lisse du protoplasma vivant a fait place à une surface granuleuse et plissée. C'est ce qui arriva, par exemple, dans les cellules à chlorophylle du pédoncule du *Cypripedium insigne* et du pétiole du *Primula sinensis*. La même observation s'applique aux corps protoplasmatiques pleins chez lesquels, sans le secours des dissolutions salines, l'ébullition ne fait pas apparaître de contraction bien sensible; on peut citer comme exemple les cellules du parenchyme des très jeunes pétioles du *Rheum caspicum*. Dans tous ces cas, par conséquent, l'adhérence du protoplasma à la paroi de la cellule empêche bien la manifestation extérieure de la contraction, mais l'ébullition n'en détermine pas moins un rapprochement mutuel des molécules solides du protoplasma; l'eau, qui en est alors nécessairement expulsée, se rend dans la vacuole, lorsque celle-ci existe; et dans le cas où le protoplasma est un corps plein, elle se loge probablement dans de petites fentes auxquelles la contraction a donné naissance.

La contraction n'a pas lieu seulement dans des cellules qui avant l'ébullition étaient à l'état d'intégrité: je l'ai aussi observée très fréquemment sur le protoplasma des cellules coupées en deux, même dans des cas où le protoplasma des cellules non atteintes par le scalpel ne se contractait pas; exemple, le pétiole très jeune du *Rheum caspicum*. Chez l'*Agave americana*, j'ai rencontré quelquefois, dans les chicots laissés par de vieilles feuilles, des endroits dont le tissu était évidemment malade, et où le protoplasma, tant des cellules à chlorophylle que des cellules médullaires, se contractait par l'ébullition.

Je crois que ces expériences nous autorisent à conclure que la diminution de la distance mutuelle des molécules solides par l'effet de l'ébullition, diminution qui entraîne une expulsion d'eau, est une propriété générale du protoplasma; quoique, dans beaucoup de cas, l'adhérence du protoplasma à la paroi de la cellule empêche que ce rapprochement des molécules ait pour résultat une diminution visible du volume.

Les modifications d'aspect extérieur, que détermine l'ébullition, s'observent le mieux sur les corps protoplasmatiques contractés directement par l'ébulliton dans l'eau, ou sur ceux qui, après contraction dans une dissolution saline, ont été bouillis au sein de

cette même dissolution. Moins une cellule renferme de métaplasma, mieux elle convient pour cette observation. On voit, par exemple, très distinctement ces modifications, en faisant contracter dans une dissolution saline les corps protoplasmatiques de la moelle dépourvue de chlorophylle des feuilles adultes de l'*Agave americana;* ces corps, qui avant l'opération ressemblaient à des gouttelettes hyalines avec un noyau presque invisible, se présentent après l'ébullition comme de petits sacs membraneux, auxquels de grands plis ont fait perdre entièrement leur forme sphérique, dont la surface est rendue inégale par une multitude de petits plis et de granulations, et qui laissent facilement reconnaître le noyau obscur. Dans beaucoup d'autres cellules, dont le protoplasma n'éprouve pas un changement aussi prononcé, le noyau prend pourtant distinctement l'aspect granuleux et trouble; par exemple, dans les cellules médullaires du pédoncule très jeune de l'*Hyacinthus orièntalis*, où, à l'état vivant, le noyau est hyalin. Au sujet de ces noyaux, j'ai observé que lorsqu'ils sont devenus troubles par l'ébullition, ils recouvrent leur apparence hyaline dans la potasse caustique concentrée, ce qui doit probablement être attribué à une égalité de puissance réfringente entre la solution alcaline et les granulations solides qui se sont formées.

La proportion d'eau contenue dans le protoplasma bouilli est resserrée entre des limites très étroites. Cela résulte du fait, que les dissolutions salines les plus concentreés ne déterminent jamais une diminution sensible de volume chez le protoplasma préalablement contracté par l'ébullition; quant à celui auquel l'ébullition n'a pas fait subir de contraction visible, il a également perdu sa propriété d'être contracté et isolé de la paroi cellulaire par les dissolutions salines. A cet égard, mes nombreuses observations ont toutes donné le même résultat; je crois inutile d'en citer des exemples particuliers.

Je n'ai rencontré jusqu'ici que deux cas où les corps protoplasmatiques tués par l'ébullition se contractaient sous l'influence de certains réactifs. Ces cas sont les suivants.

Dans le pédoncule commun adulte de l'*Hyacinthus orientalis* on trouve sous l'épiderme, d'abord des cellules à chlorophylle ovales-arrondies, puis, au-dessous, des cellules à chlorophylle allongées. Le potoplasma de ces dernières cellules ne se contractait pas par l'ébullition. En coupant des tranches minces tangentielles de ce tissu, les faisant bouillir, les mettant une heure dans de l'acide acétique concentré, les lavant, puis les portant sous le miscroscope

dans une dissolution d'iodure de potassium, j'observais que tous les corps protoplasmatiques avaient subi une contraction et s'étaient détachés, sur tout leur pourtour, de la paroi de la cellule. Lorsque j'examinais les tranches au microscope avant le lavage, plongées dans l'acide acétique, le protoplasma était très difficile à distinguer; en laissant alors arriver lentement la solution iodée, je constatais que le protoplasma était encore, dans l'acide acétique, appliqué contre la paroi de la cellule, et qu'il se contractait peu à peu, en même temps qu'il se colorait en brun.

Dans le pédoncule du *Cypripedium insigne*, l'ébullition ne provoquait de contraction ni sur le protoplasma des cellules du parenchyme médullaire, ni sur celui des cellules contenant de la chlorophylle. Des tranches radiales qui, après l'ébulliton, avaient été placées pendant 24 heures dans une solution étendue de potasse caustique, puis lavées, montraient au contraire leurs corps protoplasmatique contractés sur toute la circonférence. Je crus remarquer qu'ils étaient déjà légèrement écartés de la paroi de la cellule avant le lavage; mais, dans tous les cas, cet écartement augmentait encore notablement à la suite des lavages, soit avec de l'eau, soit avec de l'iodo-iodure de potassium.

Plus loin, je reviendrai en détail sur ces deux phénomènes.

La preuve que le protoplasma bouilli est aussi un corps capable d'imbibition, est fournie par l'action des matières colorantes. M. Sachs a fait voir (*Flora*, 1864, pag. 72) que des fragments de betteraves blanches, qui, placés à l'état frais dans une dissolution foncée de la matière colorante des betteraves rouges, n'en avaient rien absorbé, s'y coloraient en rouge intense lorsqu'ils avaient été préalablement mortifiés dans de l'eau à 55°. D'autres tissus se comportent de la même manière dans cette dissolution, s'y colorant à l'état bouilli, mais non à l'état frais.

Pour étudier au microscope cette absorption de matières colorantes, et montrer en même temps qu'elle revient exclusivement au protoplasma, j'isolai les corps protoplasmatiques, avant l'ébullition, de la paroi de la cellule. Ainsi, par exemple, je plaçai des tranches minces transversales d'une feuille d'*Agave americana* dans une dissolution de sucre de 30 pCt., où je les laissai pendant une couple d'heures, c'est-à-dire, jusqu'à ce que le protoplasma se fût ramassé en sphère dans toutes les cellules; j'en fis alors bouillir quelques-unes dans la dissolution sucrée, après quoi je les portai, de même que les tranches non bouillies, dans une dissolution de sucre de 40 pCt. colorée en rouge clair par du carmin rendu soluble par l'action préalable de l'ammoniaque. Après un séjour de 24 heu-

res dans ce liquide, les tranches bouillies montraient, dans toutes les cellules, le protoplasma crispé. Celui des cellules médullaires, dépourvues de chlorophylle, était devenu rouge clair, et celui des cellules polygonales pauvres en chlorophylle, d'un rouge distinctement plus foncé que le liquide ambiant; dans ces deux espèces de cellules, le noyau avait une coloration beaucoup plus foncée que le protoplasma; quant aux cellules riches en chlorophylle, la matière colorante verte y empêchait l'observation de la couleur rouge. Dans les tranches non bouillies, tous les corps protoplasmatiques étaient encore sphériques et hyalins, sans trace d'absorption de matière colorante. J'ai étudié par la même méthode, et avec les mêmes résultats, entre autres, des tranches longitudinales du pétiole du *Primula sinensis* et de la moelle de très jeunes tiges du *Valeriana officinalis.*

Avec des cellules à chlorophylle abondante, on ne réussit pas à mettre en évidence l'absorption de matière colorante; pour la constater, on doit recourir à des plantes étiolées.

Ces observations nous apprennent, non-seulement que le protoplasma bouilli est capable d'imbibition, mais aussi qu'il possède de tout autres propriétés d'imbibition que le protoplasma vivant.

Il y a encore d'autres propriétés d'imbibition qui sont modifiées par l'ébullition, ou qui se perdent entièrement; c'est ainsi que dans une espèce de *Spirogyra*, dont les rubans de chlorophylle se gonflaient au sein d'une dissolution de sucre, j'ai trouvé que cette propriété disparaissait à la suite de l'ébullition.

L'extensibilité du protoplasma est diminuée par l'ébullition, parce que la mobilité des molécules les unes par rapport aux autres devient plus petite. Cette propriété ne se perd toutefois pas complétement, car le protoplasma bouilli, dans les cas où il est appliqué et adhérent à la paroi de la cellule, est encore susceptible de changer de forme et de grandeur quand la paroi éprouve ces changements. C'est ainsi, par exemple, que des tissus dont le protoplasma ne s'est pas isolé de la cellule sous l'action de l'eau bouillante, peuvent être desséchés après l'bullition, puis de nouveau humectés, sans que le protoplasma quitte la paroi. Dans le pètiole du *Pelargonium zonale*, le protoplasma des cellules à chlorophylle voisines de l'épiderme se contracte par l'ébullition et se sépare de la paroi. Une tranche tangentielle, qui avait subi cette action, fut portée sous le microscope dans une dissolution concentrée de potasse caustique; les parois des cellules se contractèrent tellement, que le volume des cellules était devenu plus petit que celui des corps protoplasmatiques avant l'immersion dans la potasse; le protoplasma

de celle-ci, avait éprouvé une nouvelle contraction. Lorsque ensuite la potasse fut enlevée au moyen de l'eau, les cellules augmentèrent un peu de volume, sans toutefois atteindre les dimensions primitives des corps protoplasmatiques contractés; ceux-ci restèrent était donc partout venu en contact avec la paroi et, sous la pression appliqués contre la paroi de la cellule, ce qui prouve qu'ils s'étaient aussi dilatés.

La perméabilité du protoplasma pour les matières dissoutes dans l'eau est aussi modifiée par l'ébullition, et cela de telle sorte, que des matières sur lesquelles le protoplasma vivant n'a pas d'action osmotique, passent facilement à travers le protoplasma mort. Le fait s'observe spécialement pour des matières dissoutes dans la vacuole du protoplasma et pour celles qui, tout en étant privées de la faculté de pénétrer le protoplasma vivant, sont aptes à exercer une réaction visible sur une substance renfermée dans le protoplasma ou dans la vacuole. M. Sachs (*Flora*, 1864, p. 71) a trouvé que des tranches de betterave rouge, après avoir été chauffées dans de l'eau à 51° ou 54°, laissent facilement diffuser leur matière colorante dans l'eau, tandis que des tranches fraîches n'éprouvent aucune perte analogue; il a vu de même les poils du *Tradescantia* abandonner leur matière colorante à l'eau, lorsqu'ils avaient été préalablement chauffés dans de l'eau à 51°. Les feuilles de l'*Oxalis Acetosella* contiennent dans leurs cellules épidermiques une matière qui jouit de la propriété de colorer la chlorophylle en brun jaunâtre. Dans la plante vivante, le protoplasma qui sépare cette matière de la chlorophylle des cellules du parenchyme s'oppose à son action; mais si l'on tue le protoplasma par la chaleur de l'eau bouillante, ou même seulement par celle de l'eau à 44°, la chlorophylle change immédiatement de couleur. Si l'on introduit des feuilles bouillies et des feuilles vivantes d'autres plantes dans une infusion de ces feuilles d'Oxalis, on voit les feuilles bouilles devenir brun jaunâtre, tandis que les feuilles fraîches restent vertes; le protoplasma des cellules à chlorophylle de ces plantes (j'ai examiné, entre autres, le *Geranium Robertianum* et l'*Epilobium montanum*) ne se laisse donc pas traverser par cette solution quand il est à l'état vivant, mais bien quand il est à l'état bouilli.

Parmi les modifications dues à l'ébullition, la dernière que je signalerai est celle qui concerne l'action des agents dissolvants sur le protoplasma. A l'état vivant, le protoplasma de beaucoup de cellules peut se dissoudre dans l'un ou l'autre liquide, mais il paraît que cette solubilité n'est pas constante pour un même tissu d'une espèce végétale, qu'elle dépend au contraire de différences

individuelles. Comme il n'a pas encore été fait d'expériences à ce sujet, les observations n'ont nullement la prétention de s'appliquer d'une manière générale au tissu et à l'espèce qui les ont fournies; dans plusieurs cas même, en répétant l'observation sur le tissu d'un autre individu de la même espèce, j'ai trouvé de l'insolubilité là où, antérieurement, j'avais constaté la solubilité.

J'ai trouvé solubles dans l'ammoniaque: le protoplasma et le noyau des cellules du parenchyme, dans le pédoncule commun très jeune de l'*Hyacinthus orientalis*, dans la moelle du pédoncule adulte de la même espèce, dans le jeune pétiole du *Rheum caspicum* et dans les racines charnues des Betteraves rouges; en outre, les noyaux (non le protoplasma) des cellules du parenchyme dans le pédoncule du *Cypripedium insigne*, et le protoplasma (non les granules de chlorophylle) des cellules du parenchyme et de l'épiderme dans les feuilles du *Vallisneria spiralis*.

Dans l'acide phosphorique, j'ai vu se dissoudre le protoplasma des cellules du parenchyme des Betteraves rouges; les noyaux se dissolvaient dans beaucoup de cellules, mais non dans toutes.

Dans l'acide acétique, j'ai vu se dissoudre le protoplasma et les noyaux des cellules du parenchyme des Betteraves rouges et des cellules médullaires des feuilles de l'*Agava americana;* les grains de chlorophylle des cellules du parenchyme du pétiole du *Pelargonium zonale* et des feuilles du *Sempervivum latifolium*.

Dans tous ces cas, le protoplasma, le noyau et les grains de chlorophylle devenaient, par l'ébullition, insolubles dans les agents cités. Le protoplasma de beaucoup d'autres tissus ne montrait aucune solubilité dans ces même agents, pas plus à l'état vivant qu'à l'état bouilli; jamais je n'ai trouvé d'exemple d'un protoplasma insoluble à l'état vivant et soluble à l'état bouilli.

Autre est l'action de la potasse caustique en dissolution étendue.

Dans ce liquide, j'ai trouvé soluble à l'état vivant, mais insoluble à l'état bouilli, le protoplasma des cellules à chlorophylle des feuilles de l'*Hyacinthus orientalis* et celui des cellules médullaires des feuilles adultes de l'*Agave americana*.

Etaient solubles à l'état vivant aussi bien pu'à l'état bouilli: le protoplasma et le noyau des cellules du parenchyme dans le pédoncule commun très jeune de l'*Hyacinthus orientalis*, dans la moelle du pédoncule adulte de la même espèce, dans la racine charnue des Betteraves rouges, dans de pétiole du *Saxifraga sarmentosa*.

Le protoplasma de la plupart des cellules contenant de la chlorophylle est au contraire insoluble dans cette dissolution, aussi bien

à l'état vivant qu'à l'état bouilli; tel est celui des cellules épidermiques des feuilles du *Vallisneria spiralis* et celui des cellules à chlorophylle des feuilles de l'*Agave americana*, du *Sedum latifolium*, de l'*Aloë umbellata*, du *Sedum Fabaria*.

Résumant en quelques mots les principaux résultats de ces observations, on peut dire que le protoplasma bouilli est un corps capable d'imbibition, différant du protoplasma vivant par un volume plus petit et par suite une plus petite capacité pour l'eau et une moindre mobilité des molécules les unes par rapport aux autres, par des propriétés d'imbibition différentes, par une perméabilité plus grande et par une solubilité plus faible; en outre, au lieu d'être hyalin, il est grânuleux et opoque.

III. Sur la limite de température du protoplasma.

L'existence d'une température minima, capable de tuer le protoplasma, et pouvant tout au plus être un peu différente selon les conditions accessoires et selon la nature des espèces et des tissus, est un fait qui peut se passer de preuve directe. Il n'est pas nécessaire non plus de montrer spécialement que cette température-limite de la vie du protoplasma coïncide avec la température-limite de la vie de la cellule, puisque, ainsi qu'on l'a vu ci-dessus, la température-limite de l'altération de la paroi cellulaire est plus élevée.

Les différentes modifications que le protoplasma subit par l'ébullition sont intimement liées les unes aux autres, et il est clair par conséquent que, aussitôt qu'une des ces modifications est occasionnée par une température dépassant une certaine limite, toutes les autres se produisent en même temps. Les modifications éprouvées par le protoplasma, lorsque la température-limite est franchie, doivent donc, sous tous les rapports essentiels, être les mêmes que celles auxquelles donne lieu l'ébullition; conclusion que j'ai constamment trouvée confirmée dans mes déterminations de ces températures-limites. La seule exception que je connaisse à cette règle, c'est que, à la suite d'une température immédiatement supérieure à la limite, on voit parfois la contraction du protoplasma dans des cellules où, par l'échauffement rapide au sein de l'eau, jusqu'au point d'ébullition, cette contracton ne devient pas visible. Ce cas a été observé par M. Hofmeister chez le *Spirogyra nitida* (*Die Pflanzenzelle*, p. 11.)

Chacun des changements que manifeste le protoplasma au moment de sa mort peut conduire à une méthode pour déterminer la température-limite de sa vie. Suivant la nature du tissu que l'on se propose d'étudier, tantôt l'une, tantôt l'autre de ces méthodes

méritera la préférence. C'est ainsi que, pour les tissu colorés, la propriété de laisser échapper la matière colorante est le signe naturellement indiqué de la mort du protoplasma; pour des tissus incolores, l'absorption de matières colorantes étrangères est un moyen très convenable; pour les cellules dont le protoplasma se contracte au moment de la mort, ce signe est suffisant; et pour celles où ce phénomène n'a pas lieu, la perte de la propriété de se contracter dans les dissolutions salines prouve que la vie a abandonné le protoplasma. Les recherches dont je vais rendre compte, au sujet de l'influence de différentes conditions sur la température-limite de la vie du protoplasma, ont toutes été faites par l'une ou l'autre de ces méthodes.

Des expèriences de M. Sachs, sur la limite de température pour la vie des plantes (*Flora*, 1864, p. 5), il résulte deux conclusions importantes touchant la limite pour la vie du protoplasma, savoir: 1o que la limite est plus basse lorsque le tissu renferme beaucoup d'eau que lorsqu'il en contient une proportion moindre, et 2o que la limite dépend de l'âge des tissus qu'on examine. Le premier résultat a aussi été démontré directement par M. Sachs (*l. c.*, p. 68), au moyen d'observations microscopiques, pour le protoplasma des poils de différentes plantes terrestres.

Les recherches sur la limite de température pour les graines et spores sèches prouvent également que la limite est située, dans le cas d'une faible proportion d'eau, plus haut que dans le cas de la proportion ordinaire [1]).

Pour étudier l'influence de différentes circonstances sur la limite de température, je prenais, dans les tissus de plantes et d'organes divers, des tranches minces propres à l'observation microscopique, et je les plaçais pendant 10 minutes dans un milieu d'une temperature déterminée, constante. Lorsque ce milieu était de l'eau, je laissais préalablement les tranches une couple d'heures dans de l'eau à 15°; lorsque le milieu était de l'air, les tranches ne venaient pas d'abord en contact avec l'eau; et lorsque c'était une dissolution de chlorure de sodium de 10%, les tranches séjournaient d'abord quelques heures dans une dissolution froide de chlorure de sodium de la même concentration. Dans les deux premiers cas, aussitôt après l'échauffement, les tranches étaient portées dans une dissolution de NaCl de 10 %; dans le troisième, elles étaient, après

1) On trouvera l'indication des recherches faites à ce sujet dans mon mémoire: *De invloed der temperatuur op de levensverschijnselen der planten*, 1870, p. 18, où j'ai aussi énuméré les autres travaux relatifs aux limites de température de la vie végétale.

l'échauffement, soumises de suite à l'examen microscopique. Quand, dans les deux premiers cas, le protoplasma s'était contracté par la chaleur, cela restait encore immédiatement visible à son aspect après le séjour dans la dissolution saline; quand la chaleur ne l'avait pas tué, il se contractait dans la dissolution, mais en conservant sa transparence et son contour lisse; quand il était tué mais non contracté, il n'éprouvait pas non plus de contraction par l'influence du sel. Dans les tranches chauffées au sein de la dissolution de Na Cl de 10%, les corps protoplasmatiques tués étaient devenus granuleux et opaques; ceux qui étaient restés vivants conservaient leur transparence et leur contour lisse. Dans les cellules contenant des matières colorantes, la mort était accusée par la décoloration.

Les parties végétales étudiées sont les suivantes: des tranches transversales de feuilles adultes de l'*Agave americana* et du *Sedum Fabaria*, des tranches longitudinales de pétioles presque adultes du *Saxifraga sarmentosa* et du *Primula sinensis*, et des tranches transversales du jeune pédoncule de l'*Hyacinthus orientalis*, pris sur une plante où le sommet de l'inflorenscence commençait à peine à se montrer entre les feuilles.

Le tableau ci-dessous contient les résultats des expériences; les colonnes A donnent les plus hautes températures auxquelles, suivant l'observation, les corps protoplasmatiques du tissu étudié restaient encore en vie; les colonnes B font connaître les plus basses températures auxquelles je constatai la mort de ces corps protoplasmatiques. La durée de l'échauffement était toujours de 10 minutes.

	Dans l'eau.		Dans l'air.		Dans une dissolution de Na Cl de 10 %.	
	A	B	A	B	A	B
Agave americana (cellules sans chlorophylle) .	54°,0C	57,0	54,5	57,0	55,4	58,2
„ „ (cellules pauvres en chlorophylle) .	47,5	54,0	49,9	54,5	53,0	55,4
Sedum Fabaria (cellules à chlorophylle) . . .			45,7	49,9	53,0	55,4
Hyacinthus orientalis (cellules du parenchyme) .	44,0	47,5	49,9	52,0	53,0	55,4
Saxifraga sarmentosa	41,9	44,0	49,9	52,0	55,4	58,2
„ „ (cellules à matière colorante des écailles) . . .	47,5	54,0	54,5			
Primula sinensis	44,0	46,1		49,9		
„ „ (cellules à matière colorante de l'épiderme)	47,5	54,0	49,9			

Chez le *Sedum* et l'*Hyacinthus*, la mort après l'échauffement dans l'air et dans l'eau était accusée par la contraction du protoplasma;

chez les autres tissus non colorés, par la cironstance que le protoplasma avait perdu la propriété de se contracter dans les dissolutions salines.

Ce tableau vient à l'appui de la conclusion de M. Sachs, que la limite est plus basse quand la proportion d'eau est plus grande; il montre, en outre, que la limite est différente pour des plantes d'espèces différentes ainsi que pour des tissus différents de la même espèce végétale.

A ces expériences se rattachent encore quelques observations qui n'ont pu être consignées dans le tableau. C'est ainsi que la limite n'est pas la même pour toutes les cellules d'un tissu homogène: dans tous les cas où il y a un écart de plus de 3° entre les deux nombres qui comprennent la limite, j'ai trouvé, aux températures intermédiaires, un plus ou moins grand nombre de cellules mortes éparses entre les cellules encore vivantes. Parfois la limite est, pour quelques cellules d'un tissu, beaucoup plus élevée que pour l'immense majorité; ainsi, par exemple, dans les expériences relatives à l'*Agave americana* au sein de la dissolution de Na Cl, la vie persistait encore à 55°,4 chez quelques cellules pauvres en chlorophylle, et à 58°,2 chez quelques cellules dépourvues de chlorophylle; à 62°,2, toutes les cellules, sans exception, étaient tuées. Il paraît exister aussi des différences individuelles, car, dans un autre spécimen d'*Agave americana*, après échauffement à 64°,8 pendant 10 minutes dans une dissolution de Na Cl de 10%, il y avait encore quelques cellules dépourvues de chlorophylle chez qui la vie n'était pas éteinte; à 67°,0, toutefois, elle avait disparu dans toutes.

Les tissus incolores, plongés dans une dissolution de matière colorante, y prennent une couleur foncée lorsqu'ils ont été préalablement tués par une température élevée, tandis qu'à l'état frais ils ne se colorent que faiblement ou pas du tout; la différence est facile à saisir à l'œil nu. Le tableau suivant contient quelques limites de température déterminées par cette méthode, pour le tissu incolore de différentes racines et de quelques rhizomes. Les lettres A et B ont la même signification que dans le tableau précédent; l'échauffement avait lieu dans l'eau, à une température constante, et sa durée est indiquée en tête des colonnes. Pour le tableau I, les tranches du tissu, après l'application de la chaleur, étaient examinées dans une dissolution de la matière rouge des betteraves; pour le tableau II, dans une dissolution aqueuse de rouge d'aniline.

I.	Durée de l'échauffement			
	5 minutes.		30 minutes.	
	A	B	A	B
Raves (très jeunes pieds	48°	54°	45°	48°
Calendula officinalis .	50	52	48	50
Bryonia dioica. . . .	52	54	48	50
Petroselinum sativum (jeune)	52	54	48	50
Daucus Carota (var. sauvage).	50	52	50	52
Reseda odorata . . .	52	60	50	54
Anthriscus sylvestris .	52	54	52	54

II.	Durée de l'échauffement			
	30 minutes.		60 minutes.	
	A	B	A	B
Radis noir	48°	50°	46°	48°
Radis blanc. . . .	50	52	46	48
Rave longue . . .	50	52	46	48
Rave	50	52	46	48
Chou-rave	50	52	46	48
Carotte.	50	52	46	50
Persil (vieux pied)	46	50	46	50

Les limites varient, comme on voit, suivant les espèces et suivant la durée du séjour dans l'eau. Un séjour plus prolongé dans l'eau chaude abaisse la limite, parce que les tissus peuvent absorber plus d'eau à une haute qu'à une basse température, et que par suite leur proportion d'eau augmente quand le séjour dans l'eau chaude se prolonge.

La limite indiquée dans ce tableau pour le *Calendula officinalis* ne coïncide pas avec le résultat d'une expérience antérieure, où, la racine de cette plante étant laissée une demi-heure dans l'eau, j'avais trouvé la température-limite de sa vie au-dessous de 47°,0 (*Arch. néerl.*, V, p. 387). Cela tient à ce que, dans le cas actuel, je n'ai étudié que la partie vieille de la racine, tandis que, dans l'autre expérience, j'avais opéré à la fois sur les parties vieilles et jeunes; or ces dernières meurent à une température plus basse que les parties âgées. Cette règle, j'en ai trouvé la confirmation chez un grand nombre d'autres espèces: toujours les parties jeunes des racines mouraient à une température qui laissait intactes les parties plus âgées. J'ai chauffé, entre autres, pendant une demi-heure, dans de l'eau à 46°, tout le système radical d'une plante récemment germée de *Phaseolus haematocarpus*, après quoi je l'ai introduit dans une dissolution de rouge de betterave. Au bout d'une heure, les parties jeunes avaient pris une couleur rouge foncée, tandis que dans la partie plus ancienne la matière colorante n'avait presque pas pénétré. Des tranches microscopiques de cette partie ayant été laissées 1½ heures dans une dissolution de Na Cl de 10%, je trouvai, dans presque toutes les cellules non coupées, les corps protoplasmatiques contractés, hyalins et à contours lisses, par conséquent encore vivants.

IV. *Sur les changements que le protoplasma éprouve quand la mort est due à d'autres causes.*

Les causes qui amènent la mort du protoplasma peuvent être rangées en deux catégories: 1o les causes physiques, 2o l'action des agents chimiques. Mais, tandis que dans la première catégorie l'influence des causes chimiques se trouve exclue, il reste indécis, dans beaucoup de cas de la seconde catégorie, si le réactif produit la mort par ses propriétés chimiques ou bien par ses propriétés physiques.

Les principales causes physiques de la mort, autres que l'action d'une température dépassant la limite, sont: 1o l'accroissement subit et considérable de la proportion d'eau, 2o la dessiccation, 3o l'action des courants galvaniques.

Un accroissement subit et considérable de la proportion d'eau peut se produire quand un tissu congélé est soumis à un dégel rapide, ou quand un tissu, dont les corps protoplasmatiques ont été isolés de la paroi cellulaire par l'action d'une dissolution saline, est brusquement porté dans l'eau et privé de son sel.

Pour autant que les observations recueillies permettent d'en juger, le protoplasma tué par ces causes présente les mêmes caractères que le protoplasma bouilli, ainsi que M. Sachs et d'autres l'ont déjà annoncé; il n'y a d'exception à faire que pour ce qui concerne la manifestation extérieure de la contraction.

Les changements que le protoplasma éprouve dans la mortification par congélation ont été étudiés par M. Sachs (*Berichte der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig,* 1860 I, p. 22 et suiv.). Il a trouvé que dans les fruits de Concombre, où le parenchyme a une réaction acide et le contenu des faisceaux vasculaires une réaction alcaline, le dégel rapide du tissu congélé met fin à la séparation des deux liquides, l'un acide, l'autre alcalin, dont le dernier est alors neutralisé par l'autre. Des betteraves rouges congélées laissèrent échapper leur matière colorante dans l'eau. La contraction du protoplasma a été observée par M. Hofmeister, à la suite de la mort par congélation, dans les cellules des Conferves, des feuilles du *Tradescantia virginica,* etc. (*Pflanzenzelle,* p. 10).

Des tranches de betteraves rouges, que j'avais immergées dans une dissolution de chlorure de sodium de 30%, où les corps protoplasmatiques des cellules du parenchyme avaient pris l'aspect de sphères rouge-foncé, furent placées dans de l'eau qui était renouvelée de temps en temps; après un intervalle très court, elles avaient

cédé à l'eau toute leur matière colorante. Des tranches microscopiques de betteraves rouges et de la moelle d'une feuille adulte d'*Agave americana*, laissées dans une dissolution de Na Cl de 20% jusqu'à ce que les corps protoplasmatiques se fussent contractés en sphéres, furent lavées, puis conservées pendant 24 heures dans l'acide acétique. Ce liquide n'exerça aucune action dissolvante, ni sur le protoplasma ni sur les noyaux, tandis qu'il dissolvait le protoplasma et les noyaux des tranches fraîches. Des tranches microscopiques de très jeunes pétioles du *Rheum caspicum* et de très jeunes pédoncules de l'*Hyacinthus orientalis*, des coupes radiales de la moelle de pédoncules adultes de cette même espèce, et des lamelles de betterave rouge, — toutes prises sur des échantillons où le protoplasma et les noyaux de ces cellules étaient solubles dans l'ammoniaque, — avaient perdu, après que leur protoplasma se fut contracté dans une dissolution de Na Cl de 20%, et qu'elles eurent ensuite été lavées, cette solubilité dans l'ammoniaque. Il est encore à remarquer que le lavage avait eu pour résultat une contraction du protoplasma, à peu près égale en grandeur, pour chaque espèce, à celle que produit l'ébullition dans la dissolution saline.

Des expériences entièrement semblables aux précédentes, et avec les mêmes espèces, furent faites sur la perméabilité et la solubilité du protoplasma de tranches microscopiques qui, au lieu d'être traitées par la dissolution de chlorure de sodium, avaient été séchées à l'air (à 20—30° C); elles me donnèrent tout à fait les mêmes résultats; seulement, je n'observai pas de contraction du protoplasma à la suite de la dessiccation. M. Nägeli (*Pflanzenphys. Unters.*, I, p. 1) a vu que la dessiccation n'isole le protoplasma de la paroi cellulaire que là où, dans ces conditions, la paroi elle-même ne s'affaisse pas.

M. Kühne (*Unters. üb. das Protoplasma*, 1864, p. 96) a trouvé que le protoplasma des poils du *Tradescantia virginica*, après avoir été tué par de forts courants électriques, est contracté et comme coagulé, et qu'il s'imbibe alors de la matière colorante du contenu de la cellule.

Les changements qui accompagnent la mort du protoplasma par les agents chimiques ne présentent pas autant d'uniformité, mais varient suivant que le protoplasma est insoluble, partiellement soluble, ou totalement soluble dans le liquide employé. Dans le premier cas, le protoplasma tué possède généralement les mêmes caractères que celui dont la mort est le résultat d'une action physique.

Sous l'influence mortelle des réactifs les plus divers, le pro-

toplasma s'isole de la paroi de la cellule, en diminuant de volume; il a perdu alors la propriété de se dilater ultérieurement, ainsi que ses caractères optiques primitifs; il est devenu granuleux, opaque et fréquemment à surface plisée, changements d'aspect qui, ayant quelque analogie avec ceux qu'on observe dans la coagulation de l'albumine, sont assez souvent désignés sous le nom de coagulation. Tous ces faits ont été constatés tant de fois, depuis les recherches de M. von Mohl sur l'utricule primordial, qu'il ne reste à peu près rien de nouveau à dire à ce sujet. Dans les cas où le protoplasma ne se contracte pas en mourant, il perd toujours la propriété d'être contracté par les dissolutions salines. Il est tout aussi généralement connu que le protoplasma tué par des agents chimiques, quelle que soit leur nature, laisse passer les matières colorantes et les accumule à son intérieur. Par contre, la perte de leur solubilité primitive, que les corps protoplasmatiques peuvent éprouver par l'action mortelle des réactifs, n'a donné lieu qu'à un très petit nombre d'observations. M. Sachs (*Flora*, 1863, p. 197), en étudiant les cellules des écailles du bulbe de l'*Allium Cepa*, a trouvé que leurs noyaux, qui à l'état frais se dissolvaient dans l'ammoniaque en une heure de temps, avaient perdu cette solubilité après le traitement par l'alcool.

J'ai expérimenté sur des coupes transversales prises dans la moelle dépourvue de chlorophylle de l'*Agave americana*, dans des betteraves rouges, dans le très jeune pétiole du *Rheum caspicum* et dans la très jeune tige de l'*Hyacinthus orientalis*, et sur des coupes radiales de la tige adulte de cette dernière espèce. Les corps protoplasmatiques de ces tissus ont été tués par l'immersion, durant 1½ heures, dans un des liquides suivants: alcool absolu, eau iodée, acide nitrique étendue, sulfate de cuivre en dissolution étendue. Les objets préparés d'Agave et de betterave rouge provenaient de spécimens dont le protoplasma se dissolvait, à l'état frais, dans l'acide acétique; lorsqu'il eut été tué, soit par l'alcool absolu, soit par l'eau iodée, ou par le $H\,N\,O_3$, ou par le $Cu\,S\,O_4$, cette solubilité avait disparu, car, après que les objets eurent séjourné pendant 24 heures dans l'acide acétique, leur protoplasma et leurs noyaux étaient colorés en brun par l'iode. Toutes les préparations, sauf celle d'Agave, étaient sur des spécimens dont le protoplasma, à l'état frais, était soluble dans l'ammoniaque; après que, dans chacun des réactifs nommés, un objet de chaque espèce eut été tué, un séjour de 24 heures dans l'ammoniaque n'amena plus la dissolution, ni du protoplasma ni du noyau, chez aucun de ces objets.

Si les observations relatives au passage, par le fait de la mort, de l'état soluble à l'état insoluble, sont peu nombreuses, on ne connaît guère plus de cas où le protoplasma vivant est soluble dans l'un ou l'autre réactif, où, par conséquent, il est abandonné par la vie sans passer à l'état de protoplasma mort ordinaire.

Pour décider si le protoplasma est dissous ou non, il ne suffit pas de constater s'il devient ou non visible dans un certain réactif; car l'invisibilité peut tenir à l'égalité des pouvoirs réfringents. Il faut toujours, comme M. Sachs l'a indiqué, après que le réactif employé a été enlevé par des lavages, ajouter de la solution iodée, et c'est seulement dans le cas où cette solution ne fait rien apparaître, qu'on peut conclure que le protoplasma a été dissous.

M. Sachs a trouvé (*l. c.*, p. 196, et suiv.) que les grains de chlorophylle de l'*Allium Cepa* sont solubles dans la potasse caustique concentrée, mais pas dans l'ammoniaque, ni dans l'acide phosphorique; l'ammoniaque dissolvait au contraire les noyaux des écailles du bulbe de l'*A. Cepa*, et ceux du parenchyme des jeunes fruits de *Cucurbita*; ces derniers noyaux étaient aussi solubles dans l'acide phosphorique. Dans la potasse diluée et dans l'acide sulfurique concentré, il a vu se dissoudre le protoplasma de beaucoup de jeunes cellules, tandis que celui des vieilles cellules ne s'y dissolvait souvent pas (*Handbuch*, p. 312; *Lehrbuch*, p. 556).

Mes propes observations sur ce sujet ont déjà été communiquées plus haut (p. 109). Quant aux cas où j'ai trouvé le protoplasma de l'espèce étudiée insoluble dans le réactif employé, cas beaucoup plus nombreux que ceux où la solubilité a été constatée, je ne les énumérerai pas ici. D'abord cela m'écarterait trop de mon objet actuel, et en second lieu il paraît y avoir, outre des différences individuelles, encore d'autres causes capables de faire varier la solubilité du protoplasma et des noyaux, même à degré égal de concentration des agents de dissolution. Je me propose de revenir plus tard sur ces phénomènes, dans un mémoire spécial sur la solubilité des formations protoplasmatiques.

De tout ce qui précède il résulte que, sauf dans le cas de solubilité totale ou partielle dans le réactif employé, les changements que le protoplasma éprouve par le fait de la mort sont indépendants de la manière dont la mort a été amenée. Bien que cette règle ne présente pas d'exceptions en ce qui concerne les changements essentiels, ce serait pourtant aller trop loin que de vouloir l'appliquer à toutes les particularités accessoires. Pour justifier cette proposition, je mentionnerai ici quelques cas où le protoplasma de cellules prises

dans un même tissu homogène possède des propriétés différentes, quand il est tué par des moyens différents.

En premier lieu, la contraction du protoplasma dépend de la nature de l'agent employé; c'est ainsi que les acides isolent le protoplasma de la paroi dans beaucoup de cellules où l'ébullition ne donne pas lieu à ce phénomène, par exemple dans beaucoup de tissus adultes dépourvus de chlorophylle. J'ai trouvé, entre autres, que cet effet est produit, par l'acide nitrique étendu, dans la moelle des feuilles de l'*Agave americana* et dans le parenchyme des betteraves rouges; par l'acide sulfurique étendu et par l'acide nitrique concentré, dans le parenchyme des pétioles du *Saxifraga sarmentosa* et du *Primula sinensis*, et dans celui de la tige du *Phaseolus haematocarpus*. (Je n'ai pas réussi à constater sous le microscope si cette contraction est peut-être produite, en tout ou en partie, avant la mort, par soustraction d'eau à la vacuole; dans les cellules que l'instrument tranchant avait traversées, le protoplasma se contractait aussi bien par l'ébullition que par l'action de l'acide). D'un autre côté, dans la grande majorité des cas, le protoplasma ne s'isole pas de la paroi par la dessiccation, même quand il s'isole sous l'influence de l'ébullition ou des acides. J'ai laissé le protoplasma de cellules médullaires d'une feuille d'*Agave americana* se contracter dans une dissolution de Na Cl de 5%, et je l'ai tué ensuite de différentes manières. Par la détermination micrométrique de la longueur moyenne des diamètres des corps protoplasmatiques, avant et après la mort, j'ai trouvé que la contraction était la plus forte après la soustraction rapide du sel au moyen de lavages; venaient ensuite la contraction produite par l'ébullition et celle produite par l'acide nitrique étendu, tandis que celle due à la solution d'iode était encore plus faible.

J'ai déjà communiqué antérieurement (p. 106) que le protoplasma des cellules du parenchyme médullaire et celui des cellules à chlorophylle du pédoncule du *Cypripedium insigne* ne se contracte pas par l'ébullition, mais, que s'il est alors immergé pendant 24 heures dans une solution étendue de potasse, puis lavé, il montre une contraction évidente et générale. Examinés dans la solution iodo-iodurée, les corps protoplasmatiques ainsi contractés apparaissent sous la forme de petits cylindres, dont le grand axe est égal à $^1/_2$—$^1/_3$ de celui de la cellule qu'ils occupent; ils sont bruns, non granuleux, mais à surface complétement lisse; le noyau est d'un brun plus foncé; les grains de chlorophylle, là où il en existait pendant la vie, ont entièrement disparu. A part ces petits cylindres,

aucun autre élément n'était coloré en brun par la solution iodo-iodurée dans les cellules où ils se trouvaient. Dans la potasse, avant le lavage, les corps protoplasmatiques étaient presque complétement, beaucoup même complétement invisibles; de même dans l'eau, après le lavage. Après le traitement par la solution iodo-iodurée, et le lavage subséquent, ils restaient visibles même dans l'eau.

Mis à l'état frais dans la potasse étendue, pendant 21 heures, puis examinés dans la solution iodo-iodurée, ils ne montraient pas de contraction; il en était de même quand, après le séjour dans la potasse, je les faisais bouillir avec ce liquide. Le séjour dans la potasse n'occasionne pas non plus de contraction après dessication préalable complète des tranches microscopiques.

Si l'on tue des tranches en les laissant deux heures dans une forte solution d'ammoniaque, elles ne manifestent, après le lavage, aucun changement apparent; si alors on les traite pendant 24 heures par la potasse étendue, le protoplasma est, dans toutes, un peu contracté et très granuleux; après que la potasse a été enlevée par le lavage et qu'on a ajouté de la solution iodo-iodurée, le protoplasma se montre plus contracté et très distinctement granuleux.

Quand je laissais des tranches du même pédoncule, pendant 2½ heures, les unes dans l'alcool absolu, d'autres dans l'acide acétique, le protoplasma n'éprouvait pas de contraction visible; dans d'autres tranches, qui étaient restées 2½ heures dans l'acide sulfurique étendu ou dans l'acide phosphorique, j'observais une légère contraction, et dans celles qui avaient séjourné 2½ heures dans l'acide nitrique, une forte contraction. Toutes ces tranches, et d'autres qui, après un séjour de 2½ heures dans une solution de Na Cl de 10%, avaient été lavées rapidement, furent portées maintenant (après lavage) dans une solution étendue de potasse. Au bout de 24 heures, je procédai à l'examen; tous les corps protoplasmatiques étaient contractés exactement comme ceux qui ont été bouillis, et ils présentaient des propriétés tout à fait semblables à celles que j'ai décrites pour ces derniers.

Ainsi, tandis que tous ces réactifs font subir au protoplasma de ces cellules le même changement par rapport à l'action de la potasse caustique, la potasse caustique agissant sur le protoplasma vivant empêche, de même que la dessiccation, la contraction de se produire, et l'ammoniaque empêche la disparition des fines granulations.

Dans les cellules à chlorophylle du pédoncule adulte de l'*Hyacinthus orientalis*, dont il a été question p. 105, l'ébullition n'occasione pas de contraction, mais elle a pour effet que le protoplasma,

après avoir été traité pendant 24 heures par l'acide acétique, se contracte lorsque cet acide est enlevé par le lavage. Dans les cellules qu'on traite à l'état frais par l'acide acétique, le lavage ne fait pas apparaître de contraction. Lorsque les cellules qui avaient été soumises à l'ébullition et au traitement par l'acide acétique étaient bouillies de nouveau avant l'extraction de l'acide, la propriété de se contracter par le lavage avait disparu.

Le protoplasma de ces cellules, après qu'il a été contracté par l'action successive de l'ébullition, de l'acide acétique, et du lavage, se montre, examiné dans la solution iodo-iodurée, granuleux, brun, avec des noyaux et des grains de chlorophylle d'un brun plus intense. Avant le lavage les grains de chlorophylle sont invisibles, et dans l'acide nitrique concentré tout devient invisible. Le lavage lent produit une contraction moins forte que le lavage rapide.

Lorsque des tranches de ce tissu sont portées directement dans l'acide acétique, soumises pendant 24 heures à son action et examinées avant le lavage, on ne voit dans les cellules rien que des petits cylindres hyalins, la plupart un peu courbés; quelquefois on distingue en dehors d'eux des filaments d'une substance mucilagineuse. Si alors on laisse affluer sous le microscope un peu de solution iodo-iodurée, le protoplasma, qui est appliqué contre la paroi de la cellule, devient peu à peu, de même que ses grains de chlorophylle, brun et visible, et, simultanément, la visibilité du cylindre hyalin diminue de plus en plus; avant que ce dernier ait disparu tout à fait, on voit le noyau, qui le touche en dehors, devenir brun à son tour. Cette figure cylindrique est donc la délimitation de la vacuole du protoplasma. (En opérant sur des tranches du même tissu prises sur d'autres spécimens, je trouvai que le protoplasma, les grains de chlorophylle et le noyau s'étaient entièrement dissous au bout de 24 heures; le cylindre seul restait visible et se présentait, après le traitement par l'iode, sous l'aspect d'une membrane brune; j'entrerai dans plus de détails à ce sujet dans le travail, annoncé ci-dessus, sur la solubilité des formations protoplasmatiques). Des tranches de ce tissu prélevées sur le même individu, et que j'avais tuées par un séjour d'une heure dans l'acide sulfurique ou l'acide nitrique étendus, montraient, après être restées 24 heures dans l'acide acétique, les mêmes phénomènes que les tranches portées directement dans cet acide.

D'autres tranches, prises dans le voisinage des précédentes, furent tuées par un séjour d'une heure dans l'ammoniaque, puis placées dans l'acide acétique. Au bout de 24 heures le protoplasma était fortement contracté; les tranches ayant alors été lavées et

mises en contact avec la solution iodo-iodurée, les corps protoplasmatiques devinrent d'un brun clair et transparent, avec des noyaux, mais sans grains de chlorophylle; la solution iodée ne colora aucune autre partie en dehors d'eux. Des tranches tuées par l'acide phosphorique se comportèrent de la même manière.

Ces faits montrent suffisamment que, dans ce tissu aussi, les corps protoplasmatiques tués par des causes différentes peuvent offrir des propriétés différentes.

Les changements que le protoplasma subit quand la mort est le résultat de causes naturelles ont encore à peine été étudiés. Dans la grande majorité des cas la mort naturelle paraît être due à l'une de ces trois causes: dessèchement, résorption, défaut de nourriture. Le dessèchement, qui occasionne entre autres la mort des cellules lors de la chute des feuilles, tue probablement le protoplasma de la même manière que la dessiccation artificielle. Dans le cas dont il s'agit, ce dessèchement est précédé d'une résorption de matières protoplasmatiques, laquelle toutefois n'est nas complète, mais laisse dans chaque cellule, comme revêtement de la paroi, une couche extrêmement mince de protoplasma; ce dernier fait se déduit, entre autres, de la circonstance que les cellules qui se colorent en rouge à l'automne conservent cette matière colorante pendant longtemps, ce qui ne peut être attribué qu'à l'imperméabilité du protoplasma vivant; il a d'ailleurs été constaté microscopiquement, au moyen de l'acide sulfurique concentré, pour les feuilles du *Dioscorea Batatas*, par M. Sachs (*Flora*, 1863, p. 216).

Cette résorption, de même que celle qui donne lieu à la disparition complète du protoplasma dans beaucoup de cellules (par exemple, dans les cellules de l'endosperme refoulées par l'embryon et dans celles, qui plus tard deviennent aérifères), jette un jour tout particulier sur la solubilité des matières protoplasmatiques.

La nature des changements que le protoplasma éprouve lors de la mort par inanition est encore complétement inconnue; seulement, on trouve généralement le protoplasma réduit à un volume plus petit dans les cellules en voie de dépérissement (Hofmeister, *Pflanzenzelle*, p. 10), et cette contraction commence dans certains cas longtemps avant la mort du protoplasma (comme je l'ai vu entre autres dans une feuille mourante d'*Agave americana*).

A la mort par des causes naturelles se rattache celle que beaucoup de cellules subissent à la suite d'un séjour prolongé dans l'eau ou dans des dissolutions aqueuses; ses effets visibles (Hofmeister, *Pflanzenzelle*, p. 10) sont, pour autant que connus, semblables à ceux de la mort par d'autres causes.

La manière dont la mort se produit reste jusqu'ici entièrement soustraite à l'observation; seulement, dans le cas où elle est occasionnée par des réactifs chimiques, on peut constater expérimentalement quelques faits intéressants. Certains réactifs paraissent tuer le protoplasma immédiatement, assitôt qu'ils l'atteignent; d'autres au contraire exercent une action plus lente sur des cellules déterminées. Les observations faites dans ce dernier cas, jointes à quelques autres, permettent d'énoncer en général, relativement à l'action des réactifs chimiques, les propositions suivantes: Les réactifs aptes à pénétrer dans le protoplasma sont seuls capables de provoquer sa mort; ceux auxquels il est imperméable ne peuvent pas le tuer, tout au plus peuvent-ils hâter, par leurs propriétés physiques, la mort naturelle du protoplasma dans un milieu défavorable à l'accomplissement de ses fonctions vitales. Pour déterminer la mort, le réactif doit dans tous les cas acquérir à l'intérieur du protoplasma un certain degré de concentration, bien que ce degré soit souvent très faible. Dans baucoup de cas, la mort n'a lieu que longtemps après que le réactif a été absorbé par le protoplasma. Voici les observations d'où je déduis ces conclusions.

M. Kühne a trouvé (*Unters. üb. d. Protoplasma*, 1864, p. 100) que le protoplasma de poils du *Tradescantia virginica*, qui avaient séjourné 16 heures dans une solution aqueuse de vératrine, n'était pas tué; cela ne peut tenir qu'à ce que le poison n'avait pas pénétré dans le protoplasma.

Les solutions d'iode très étendues tuent le protoplasma de jeunes cellules de méristème; pour tuer les cellules plus âgées il faut ordinairement une solution plus concentrée (Hofmeister, *Pflanzenzelle*, p. 10).

L'ammoniaque en solution étendue pénètre le protoplasma des betteraves rouges et transforme la matière colorante rouge en matières humiques brun-jaunâtres; après que l'ammoniaque a été enlevée par le lavage, le protoplasma est encore vivant (*voyez* p. 91). En solution concentrée, l'ammoniaque dissout au contraire complétement le protoplasma. Si l'on place sous le microscope une petite tranche de betterave rouge, dont les corps protoplasmatiques ont été contractés par une solution de sel, et si on laisse alors arriver de l'ammoniaque et augmenter successivement la concentration de ce réactif, on voit d'abord la matière colorante passer au brun, et ensuite le protoplasma se gonfler légèrement, pendant que la matière colorante disparaît peu à peu et que la ligne déliée, qui séparait le corps protoplasmatique de son entourage, devient de plus en plus indistincte. Souvent on voit le protoplas-

ma, qui circonscrit la vacuole, se rompre en un ou plusieurs points; mais, déjà auparavant, la lente disparition de la matière colorante prouvait que le protoplasma avait perdu son imperméabilité pour cette matière. Après que l'action de l'ammoniaque a encore continué quelque temps, le protoplasma est entièrement dissous. En arrêtant le changement à ses différentes phases, lavant le tissu pour le débarrasser de l'ammoniaque, et faisant agir la solution iodée, j'ai pu suivre pas à pas la diminution du protoplasma; peu de temps après la dissolution totale, ce même agent précipitait les parties dissoutes, qui apparaissaient alors sous la forme de grumeaux bruns irréguliers.

L'action de la potasse caustique sur le tissu des betteraves rouges m'a offert la même suite de modifications.

Si l'on prend des tranches transversales d'une feuille adulte d'*Agave americana*, dans lesquelles les corps protoplasmatiques sont contractés en sphères à la suite d'un séjour dans une dissolution de sel, et qu'on les observe au microscope après avoir ajouté de l'iodo-iodure, on voit, dans beaucoup de tranches, les corps protoplasmatiques des cellules médullaires exemptes de chlorophylle ou pauvres en chlorophylle, absorber l'iode et en recevoir une couleur plus foncée que celle du liquide ambiant, sans qu'ils perdent leur transparence, leur forme sphérique et leurs contours lisses, en un mot, sans qu'ils soient tués par le réactif. Ce fait remarquable, — la seule exception que je connaisse à la règle posée par M. Nägeli, savoir, que le protoplasma vivant n'absorbe pas de matières colorantes en dissolution, — je l'ai observé sur beaucoup de tranches de feuilles différentes, mais non dans tous les cas indistinctement. Le plus souvent, la couleur que l'iode communique aux corps protoplasmatiques est le jaune clair; une fois, en employent une solution iodée assez concentrée, je l'ai vue passer au brun-rougeâtre foncé. Ordinairement, les corps protoplasmatiques meurent au bout de quelques minutes ou d'une demi-heure, en se contractant un peu et en devenant opaques, bruns, plissés et granuleux. Mais il m'est arrivé aussi de les conserver plus longtemps en vie: quand j'avais employé une solution de Na Cl de 5%, beaucoup de cellules pauvres en chlorophylle étaient encore vivantes deux et même trois heures après qu'elles avaient absorbé l'iode. Dans tous les cas néanmoins, après un temps plus ou moins long, les cellules traitées par l'iode finissaient par mourir.

Les pétioles du *Begonia marinata* ont sous l'épiderme, aux endroits où s'insèrent les écailles, des groupes de cellules colorées en rouge. Des coupes tangentielles de ce tissu ayant été placées

sous le microscope avec très peu d'eau, je laissai affluer sous le couvre-objet de l'acide sulfurique concentré. Dès que celui-ci commença à pénétrer, je vis dans toutes les cellules les corps protoplasmatiques se contracter très fortement, parfois se diviser en 2—3 parties, et toujours se rapprocher de la forme sphérique ou prendre exactement cette forme lorsque aucune adhérence locale à la paroi ne s'y opposait; le protoplasma ne se laissait pas encore traverser par la matière colorante, de sorte que les vacuoles montraient une couleur plus intense qu'auparavant. Les choses restèrent en cet état pendant 1—2 minutes; ensuite les contenus des cellules commencèrent de nouveau à se dilater un peu, en tendant vers la forme sphérique lorsqu'ils n'avaient pas déjà cette forme, et en prenant une teinte orangée; cette dilatation ne dura que peu de temps et n'atteignit pas, à beaucoup près, le volume de la cellule; pendant ce temps, la couleur vira de plus en plus au rouge orangé. Après que la dilatation se fut arrêtée, la couleur commença perdre de son intensité et à se montrer aussi en dehors des corps protoplasmatiques; les contours de ceux-ci restèrent constamment lisses, mais devinrent peu à peu invisibles. Il résulte de ces observations que, dans les premiers instants, l'acide sulfurique enleva une grande quantité d'eau au protoplasma et n'y pénétra lui-même qu'en faible quantité; ensuite, cette dernière quantité augmentant peu à peu, la vacuole s'agrandit de nouveau et la matière colorante fut modifiée par l'acide; finalement, le protoplasma mourut sous l'action de l'acide et devint alors perméable à la matière colorante modifiée. Ce qui prouve que la dilatation des sphères protoplasmatiques était le résultat d'un accroisement de volume de la vacuole, c'est, entre autres, que je vis le protoplasma se rompre là où la dilatation était très rapide.

J'ai observé le même phénomène, avec toutes ses particularités, dans les cellules épidermiques du pédoncule du *Cypripedium insigne*, dont la couleur rouge foncé passe au rouge pourpre sous l'influence de l'acide sulfurique.

Si l'on tient un petit fragment d'épiderme du pétiole du *Primula sinensis* pendant quelques secondes dans de l'ammoniaque concentrée, la matière colorante rouge des cellules devient bleue; cette matière bleue n'abandonne pas la cellule. En ajoutant, quelques minutes après, de l'acide acétique concentré, on voit les corps protoplasmatiques se contracter très fortement et la couleur primitive reparaître; au bout de quelques minutes, la matière colorante commence alors à traverser le protoplasma. Si l'on ne traite pas par l'acide acétique les cellules que l'ammoniaque a colorées en bleu,

mais qu'on les mette ensuite dans l'ammoniaque ou dans l'eau, le protoplasma ne meurt qu'au bout d'un certain temps; après plus d'un quart d'heure, je trouvai encore quelques cellules qui avaient conservé leur couleur foncée, bien qu'elles eussent déjà perdu la propriété d'être contractées par l'acide acétique concentré. Ni l'ammoniaque ni l'acide acétique ne tuent donc immédiatement le protoplasma de ces cellules, mais seulement quelque temps après qu'ils y ont pénétré.

J'ai répété les mêmes observations, avec le même résultat, sur les cellules de l'épiderme du pédoncule du *Cypripedium insigne* (qui deviennent vertes par l'ammoniaque) et sur celles des taches colorées sous les écailles du pétiole du *Begonia marinata;* dans ces dernières, un quart d'heure après le traitement par l'ammoniaque, l'acide acétique provoquait encore la contraction du protoplasma, sans perte de matière colorante; quelques minutes plus tard toutefois, ce protoplasma était devenu également perméable à la matière colorante.

Si l'on contracte les corps protoplasmatiques d'une betterave rouge dans une dissolution de chlorure de sodium qui ne soit pas trop concentrée (par ex. de 5 à 10%), et qu'on laisse alors arriver de l'eau sur des tranches minces placées entre deux verres sous le microscope, on voit les corps protoplasmatiques se gonfler, sans abandonner leur matière colorante, jusqu'à remplir de nouveau entièrement ou presque entièrement la capacité de la cellule. L'agrandissement de la vacuole occasionne une diminution d'intenstté de la couleur, mais cette diminution continue même après que la vacuole a cessé de s'agrandir, preuve que, par l'absorption rapide de l'eau, le protoplasma est devenu perméable à la matière colorante et a, par conséquent, été tué. D'un autre côté toutefois, la dilatation, qui n'entraîne la rupture que lorsque l'absorption se fait avec une rapidité par trop grande, montre que l'eau, en pénétrant dans le protoplasma, ne le tue pas immédiatement.

Le fait généralement connu, que les acides etc. contractent souvent le protoplasma avant de le tuer, ne peut rien décider au sujet des propositions ci-dessus énoncées, attendu que l'on ne sait pas à quel moment l'acide commence à pénétrer dans le protoplasma.

V. Sur les changements moléculaires qui accompagnent la mort du protoplasma.

Depuis que M. Brücke a émis l'idée que les corps capables d'imbibition se composent de noyaux ou molécules solides, impénétra-

bles à l'eau [1]), d'une petitesse minime, formés par l'assemblage de molécules chimiques, et pouvant s'entourer d'une sphère d'eau, cette théorie a trouvé des partisans de plus en plus nombreux, de sorte que, aujourd'hui, elle peut être considérée comme assez généralement admise. A l'état où un pareil corps est complétement privé d'eau, ces „molécules solides" sont rapprochées l'une de l'autre; quand il absorbe de l'eau, la distance mutuelle des molécules et, par suite, son propre volume augmentent. (Cet accroissement de volume distingue l'imbibition véritable ou moléculaire de l'imbibition capillaire, dont je n'ai pas à m'occuper ici). De la nature de ses molécules solides dépendent les propriétés de tout corps capable d'imbibition, parmi lesquelles nous devons surtout considérer en ce moment la capacité pour l'eau et la soi-disant affinité pour les matières dissoutes dans l'eau; de la proportion d'eau dépend la mobilité des molécules solides les unes par rapport aux autres.

Les corps capables d'imbibition peuvent être partagés en organisés et inorganisés. Les molécules solides des premiers sont inéquiaxes [2]) et arrangées régulièrement; c'est ce qui a été montré, entre autres, par M. Nägeli pour la fécule et pour les parois de cellulose, par MM. Nägeli, Cohn et autres pour les cristalloïdes, par M. Brücke pour les prismes de la chair musculaire; c'est ce qui est rendu très probable, pour le protoplasma végétal, par l'observation de couches et de stries, par exemple dans les grains de chlorophylle du *Bryopsis plumosa* et de quelques autres plantes (Rosanoff, *Mém. de la Soc. imp. d sc. nat. de Cherbourg*, XIII, 1868, p. 226—234), dans les zoospores du *Vaucheria* (Sachs, *Lehrbuch*, 2e éd., p. 42), dans les branches des plasmodies de l'*Aethalium* et du *Didymium* (De Bary, *Mycetozoen*, p. 46; Hofmeister, *Pflanzenzelle*, p. 24); mais surtout par l'intensité inégale de l'accroissement dans les différentes directions, ainsi que M. Sachs [3]) l'a développé.

Les molécules solides des prismes de la chair musculaire ont été nommées disdiaclastes par M. Brücke, celles des parois cellu-

---

1) Dans ce qui suit, je n'ai pas égard à l'imbibition de corps solides par l'huile et d'autres matières non dissoutes dans l'eau.

2) J'entends par là que leur attraction pour l'eau, dans beaucoup de cas (dans tous?) leur action sur la lumière polarisée et d'autres propriétés encore sont inégales suivant des directions différentes.

3) *Handbuch der Experimentalphysiologie*, 1865, p. 443 et suiv. On trouvera aussi, en cet endroit, de détails plus circonstanciés sur l' application de la théorie au protoplasma végétal. Voyez aussi: *Sachs*, *Lehrbuch der Botanik*. 2e Ed. p. 551 et suiv.

laires et de la fécule ont été désignées par M. Nägeli sous le nom de molécules cristallines.

Les molécules solides des corps capables d'imbibition non organisés sont ou bien équiaxes, ou bien inéquiaxes mais arrangées irrégulièrement. C'est là une conséquence nécessaire du fait que les propriétés de ces corps sont les mêmes dans toutes les directions; quant à savoir laquelle de ces deux possibilités se trouve réalisée dans chaque cas particulier, la question reste indécise jusqu'à présent. Les corps de ce groupe se partagent en ceux dont les molécules solides sont insolubles dans l'eau (par ex. le collodion, l'albumine coagulée), et ceux dont les molécules solides sont solubles dans l'eau (par ex. la gomme, l'albumine). Les premiers possèdent une capacité limitée pour l'eau. Dans les seconds, l'eau d'imbibition des molécules solides non dissoutes contient toujours en dissolution une partie de la substance de celles-ci; plus on ajoute d'eau, plus il se dissout de matière, plus la distance des noyaux devient grande et plus par conséquent l'ensemble devient incohérent, jusqu'à ce que finalement tout soit dissous; quand on soustrait de l'eau, les noyaux solides se forment et s'agrandissent aux dépens de la matière dissoute.

La nature de ces phénomènes d'imbibition est toute différente de celle des prénomènes de gonflement, tels qu'on les observe par exemple en faisant bouillir de la fécule ou en traitant par l'eau les parois cellulaires de l'épisperme des graines du Cognassier ou d'autres. Ici, il n'y a pas seulement absorption d'eau, mais aussi désagrétion des molécules solides, d'où il résulte qu'en chassant l'eau, par l'évaporation, on ne ramène pas le corps à sa forme et à son volume primitifs; à l'aide de ce dernier caractère, il est toujours facile de distinguer le gonflement de l'imbibition. Le corps entièrement gonflé n'est plus le même que le corps qui lui a donné naissance; si celui-ci était organisé, l'autre est ordinairement devenu non-organisé, ainsi que le montre par exemple, pour la fécule, la perte de la propriété de double réfraction.

Tandis que le protoplasma vivant est un corps organisé, le protoplasma mort appartient selon toute apparence au second des trois groupes de corps capables d'imbibition signalés ci-dessus: il ne possède pas des propriétés différentes dans des directions différentes, et il est insoluble dans l'eau.

Si l'on reconnait que les molécules solides du protoplasma, tant mort que vivant, en sont l'élément fondamental, et que leurs propriétés déterminent, à égalité de conditions extérieures, la nature

du liquide d'imbibition qui les sépare, la raison des changements que le protoplasma éprouve en mourant devra êtra cherchée principalement dans les changements de ces molécules solides, et pour cela il faudra comparer les propriétés qu'elles possèdent avant et après la mort.

Avant de passer à cette comparaison, qu'il me soit permis de résumer succinctement quelques notions théoriques générales sur l'imbibition et la perméabilité, afin de pouvoir ensuite développer d'autant plus facilement les caractères spéciaux de l'imbibition et de la perméabilité du protoplasma.

Lorsqu'un corps capable d'imbibition peut absorber une certaine matière soluble dans l'eau, il est aussi perméable à cette matière, et réciproquement; ces deux propriétés dépendent, l'une et l'autre, de la solubilité de la matière dans le liquide d'imbibition. En général, cette solubilité n'est pas la même que la solubilité de la matière dans l'eau; tantôt elle est plus petite que celle-ci, tantôt plus grande, de plus elle varie généralement pour la même matière dissoute suivant la nature du corps capable d'imbibition, et pour le même corps capable d'imbibition suivant la nature de la matière dissoute. Ces différences peuvent atteindre de très grandes proportions, et même la solubilité d'une matière dans le liquide d'imbibition d'un corps peut être tout à fait nulle, bien que cette matière soit soluble dans l'eau ordinaire; cela est, entre autres, très probable pour certains sels par rapport aux membranes de collodion de M. Fick, et parfaitement certain pour un grand nombre de matières par rapport au protoplasma vivant. Il est clair, en outre, que le coefficient de solubilité doit dépendre de la nature des molécules solides du corps capable d'imbibition. Cette solubilité peut bien être augmentée ou diminuée par la présence de quelque autre matière dissoute; mais, comme la possibilité de l'absortion de cette matière par le liquide d'imbibition dépend elle-même de la nature des molécules solides, cela ne change rien au fond de la question.

Il résulte entre autres de cette explication, que deux corps qui, placés dans les mêmes conditions, ne présentent pas les mêmes propriétés d'imbibition et de perméablité, ne peuvent être formés de molécules solides semblables [1]).

Tandis que la plupart des corps capables d'imbibition sont perméables, tout au moins à un faible degré, aux matières solubles

---

1) Ou de molécules semblables en proportion égale, si toutes les molécules solides d'un même corps ne sont pas semblables entre elles.

dans l'eau, le protoplasma vivant jouit de la propriété de ne se laisser ni pénétrer ni traverser par beaucoup de ces matières: à ce point, que les cas où la perméabilité du protoplasma d'une espèce végétale, pour une matière déterminée, a été prouvée directement, sont encore très rares. Indirectement, et pour les matières nécessaires à l'entretien ou aux fonctions spéciales du protoplasma, sa perméabilité est mise hors de doute par les phénomènes vitaux eux-mêmes; dans ces cas, comme probablement dans tous ceux où elle existe, la perméabilité peut être très faible.

En ce qui concerne les matières étrangères, je mentionnerai ici rapidement quelques exemples d'impénétrabilité et d'imbibition.

L'impénétrabilité du protoplasma vivant aux matières colorantes est une propriété généralement connue depuis les recherches de M. Nägeli (*Pflanzenphys. Unters.*, 1855, I, p. 91); M. Kühne a trouvé le protoplasma des poils du *Tradescantia virginica* imperméable à la vératrine; l'imperméabilité du protoplasma des cellules contenant du tannin aux solutions d'acide tannique et des sels de fer a été signalée pour la première fois par M. Sachs (*Berichte d. K. Sächs. Ges. d. Wiss.*, 1860, I, p. 1599), qui a aussi indiqué d'autres cas, où des matières chimiquement différentes existent dans des cellules voisines sans qu'il s'opère un mélange entre elles; j'ai moi-même montré que le protoplasma des betteraves rouges est impénétrable à différents sels (ci-dessus p. 86). Pour tout les cas où des cellules à contenu liquide de nature différente sont contiguës dans un tissu, l'imperméabilité du protoplasma est donc certaine, et pour un assez grand nombre d'autres cas elle a été démontrée directement. — M. Hofmeister a observé l'imbibition du protoplasma de Myxomycètes par une dissolution de carbonate de potasse (Sachs, *Handbuch*, p. 457); j'ai constaté que l'ammoniaque étendue peut pénétrer le protoplasma des betteraves rouges et transformer la matière colorante rouge de la vacuole en matières humiques, sans que le protoplasma soit tué (ci-dessus p. 92); j'ai aussi vu les rubans de chlorophylle du *Spirogyra* se gonfler dans l'eau sucrée (ci-dessus p. 107). Des cas assez nombreux, où des matières étrangères peuvent passer dans le protoplasma sans déterminer immédiatement sa mort, ont été mentionnés précédemment (p. 123—126).

Si le protoplasma vivant est imperméable à beaucoup de matières et extrêmement peu à un grand nombre d'autres, le protoplasma mort jouit au contraire d'une grande perméabilité et possède à un degré prononcé la propriété d'enlever certaines matières à leurs

dissolutions et de les accumuler pour ainsi dire en lui. Dans le cours de ce Mémoire j'ai déjà eu assez l'occasion de citer des exemples de ces propriétés.

La conclusion à tirer de ces faits, c'est que les molécules solides du protoplasma vivant cessent d'exister avec leurs caractères propres quand la mort intervient, et qu'à leur place apparaissent d'autres molécules solides, qui proviennent peut-être des premières par voie de changement chimique.

On est amené à la même conclusion par l'observation que la capacité pour l'eau du protoplasma vivant, et la facilité connexe avec laquelle les molécules solides glissent les unes sur les autres, se perdent presque entierement quand la vie s'éteint; les molécules solides qui se forment lors de la mort du protoplasma possèdent une très faible capacité pour l'eau et, par suite, très peu de mobilité entre elles. Le changement de la capacité pour l'eau entraîne, au moins quand le protoplasma vivant renferme une proportion considérable d'eau, l'expulsion d'une portion de ce liquide, laquelle, dans beaucoup de cas, se manifeste par la diminution de volume du protoplasma au moment de la mort. Un phénomène remarquable, bien que non expliqué jusqu'ici, nous est offert par le groupement des nouvelles molécules solides qui prennent naissance. Le protoplasma qui, contracté par une dissolution saline, forme une couche mince et d'apparence homogène entourant une grande vacuole, n'est plus, après la mort, une membrane homogène tendue, mais une masse isolée dans la cellule, à plis grands et petits et surtout à granulations inégales résultant de la condensation de sa substance, laquelle masse n'est plus susceptible d'éprouver un changement ultérieur de forme par l'action des réactifs. Des causes de mort différents occasionnent une contraction plus ou moins forte, ce qui indique peut-être une décomposition simultanée ou successive des diverses molécules. On a vu que dans certains cas le protoplasma qui, par suite de son adhérence à la paroi de la cellule, ne s'était pas contracté dans l'eau bouillante, peut être amené à contraction par les réactifs énergiques; ce fait, ainsi que plusieurs autres (p. 107) montre que le protoplasma mort n'a pas encore entièrement perdu son extensibilité.

Les changements qu'on observe dans les propriétés optiques du protoplasma après la mort ne permettent encore aucune conclusion au sujet des changemente moléculaires, bien qu'ils plaident aussi en faveur de la destruction des anciennes molécules solides et de la formation de molécules nouvelles et différentes; comme

M. Brücke l'a déjà remarqué pour les disdiaclastes de la chair musculaire tués par des réactifs chimiques énergiques (*Sitzungsber. d. K. K. Acad. zu Wien* LXV. 23 Juli 1857).

Quant à la nature chimique des molécules solides du protoplasma mort, tout ce qu'on peut dire, c'est que leur composition est très compliquée, qu'elles sont azotées mais ne contiennent pas de corps albumineux, qu'elles appartiennent par conséquent au groupe des *albuminoïdes*. En effet, partout et toujours le protoplasma, porté dans la potasse après avoir été chauffé avec l'acide nitrique, montre la couleur orangée de la xanthoprotéine, qui indique des matières azotées d'une structure compliquée. On peut conclure qu'elles ne renferment pas de corps albumineux, du fait que l'albumine n'est pas un principe constituant général du protoplasma vivant, puisqu'il manque, entre autres, dans les tissus parenchymateux adultes dépourvus de chlorophylle; c'est ce que M. Sachs a reconnu à l'aide de la réaction successive du sulfate de cuivre et de la potasse (*Flora*, 1862, p. 289), réaction qui, d'après MM. Piotrowsky et Czermak, donne une certitude complète au sujet de la présence ou de l'absence des corps albumineux. La propriété d'absorber l'iode et d'autres matières colorantes en dissolution vient aussi à l'appui de l'existence de matières azotées, mais elle ne décide rien quant à la présence de l'albumine (Maschke, *Bot. Zeit.*, 1859, p. 21).

Dans les cellules qui renferment, outre la matière fondamentale, aussi de l'albumine, les caractères en question sont naturellement masqués.

Comme il est permis de croire, surtout d'après la considération des cellules qui tant à l'état vivant qu'à l'état mort paraissent être composées uniquement de la matière fondamentale, que les molécules solides du protoplasma mort dérivent par voie de transformation chimique de celles du protoplasma vivant, on peut admettre que ces dernières contiennent également de l'azote; et comme cette transformation est selon toute apparence une décomposition, attendu que les éléments du protoplasma mort capables d'absorber les matières colorantes n'existent évidemment pas comme tels dans le protoplasma vivant, il est probable que les molécules solides du protoplasma vivant possèdent une composition encore plus compliquée que celle des albuminoïdes.

La variété infinie que présentent soit les fonctions vitales et les réactions du protoplasma vivant, soit les réactions du protoplasma mort, surtout si on les compare aussi, dans les cas qui s'y prêtent,

au point de vue quantitatif, fait naître la présomption d'une matière fondamentale différente dans les cellules ou dans les parties d'un même corps protoplasmatique qui fonctionnent d'une manière différente. Ces différences de la matière fondamentale peuvent résulter de différences dans la forme et la grandeur des molécules solides, et de différences dans leur composition chimique; on est ainsi conduit à soupçonner une très grande diversité de composition chimique dans les molécules solides, diversité qui à son tour fait supposer une structure très compliquée.

Les matières chimiques qui constituent essentiellement les molécules solides du protoplasma vivant, et qui, d'après ce qui précéde, sont probablement d'une nature telle qu'elles fournissent des albuminoïdes en se décomposant, sont donc le substratum chimique de toutes les formations protoplasmatiques. Quant à toutes les autres matières existant dans le protoplasma, qui n'appartiennent pas à ce groupe chimique ou qui ne sont pas unies aux premières dans les molécules solides, on doit admettre qu'elles se trouvent à l'état de granulations solides et de gouttelettes liquides non miscibles avec le protoplasma, et font par conséquent partie du métaplasma ou qu'elles sont dissoutes dans l'eau d'imbibition du protoplasma.

Il me resterait maintenant à parler des changements que l'albumine [1]) éprouve lors de la mort du protoplasma, mais malheureusement on manque complétement d'observations pouvant apprendre quelque chose à cet égard. La question de savoir si l'albumine, qui chez le protoplasma vivant est en dissolution, à l'état libre ou combiné, dans l'eau d'imbibition des molécules solides [2]), se coagule au moment de la mort, cette question ne peut être résolue au moyen de la réaction de MM. Piotrowsky et Czermak, attendu que celle-ci colore en violet aussi bien l'albumine coagulée que l'albumine dissoute. L'apparence extérieure du protoplasma mort, dit quelquefois simplement coagulé, plaide en faveur de l'affirmative, mais elle ne tranche pas la question, car le protoplasma dépourvu d'albumine présente aprés la mort le même aspect extérieur, quoique à un degré moins prononcé. Ce qui plaide aussi en sa faveur, c'est l'analogie du rôle des matières albumineuses dans le proto-

---

1) D'après M. A. Mayer (*Lehrb. d. Agriculturchemie,* 1871, I, p. 202), la matière albumineuse du protoplasma des celluses végétales est toujours de l'albumine, tandis que les autres corps de ce groupe ne se trouvent dans les plantes que comme matiéres nutritives de réserve.

2) Je n'ai pas égard aux cas où de l'albumine se trouve dans le liquide de la vacuole.

plasma végétal et dans les faisceaux musculaires des animaux supérieurs.

Le rôle que joue dans les faisceaux musculaires la matière albumineuse propre à ces parties, la myosine, est en peu de mots, d'après M. Hermann (*Lehrbuch der Physiologie des Menschen,* 3e éd., 1870 p. 236), le suivant: Comme, pour produire du travail, l'organisme ne consomme pas de matériaux azotés, mais seulement des matériaux non azotés, on doit admettre que la quantité de matière albumineuse reste constante pendant le travail; il est probable toutefois, pour plus d'une raison, que cette matière prend part à la transformation chimique qui fournit la force nécessaire, et la manière la plus simple de se représenter son rôle, comme aussi d'expliquer beaucoup d'autres faits, est de supposer que la myosine forme, en combinaison avec les matériaux nutritifs non azotés et avec l'oxygène de l'air, une matière qui, par simple dédoublement, donne naissance à de la myosine et aux produits d'excrétion, riches en oxygène, du tissu musculaire. Lorsqu'une certaine quantité de cette matière, que M. Hermann appelle matière inogène, vient sous l'incitation du nerf moteur, à se dédoubler subitement, la myosine se sépare d'abord à l'état gélatineux, mais immédiatement après une partie se coagule, en se contractant et en produisant ainsi la contraction du muscle. La contraction achevée, la myosine repasse aussitôt à l'état gélatineux, et elle peut alors se combiner de nouveau avec d'autres matériaux nutritifs et avec l'oxygène, sous forme de matière inogène. Lors de la mort du muscle, la décomposition de la matière inogène et la séparation de la myosine s'opèrent également, mais avec plus de lenteur; dès que toute la myosine est passée à l'état coagulé, le retour à l'état gélatineux, et par conséquent la formation de matière inogène, n'est plus possible: le muscle ne peut donc plus accomplir de travail, il est mort.

Les agents d'irritation et les conditions d'irritabilité étant les mêmes pour toutes les formations protoplasmatiques, M. Hermann en conclut que très probablement il existe dans toutes une matière inogène identique ou du moins anologue (*l. c.*, p. 263), chargée de produire, aux dépens de la force de tension chimique, la totalité du travail de la cellule. Pour les plantes, ces arguments sout corroborés par le fait que la germination, la formation et l'accroissement des organes ont lieu sans dépense de matières azotées (Boussingault; voyez aussi Oudemans et Rauwenhoff, dans: Mulder *Scheikundige Verhandelingen,* II, 1, p. 115); de sorte qu'il y a un grand degré de probabilité en faveur de la présence, dans le protoplasma

végétal, d'une matière inogène, donnant par sa décomposition de l'albumine, qui ensuite la régénère en se combinant de nouveau avec des matériaux nutritrifs et de l'oxygène. Si cette manière de voir est fondée, au moment de la mort toute la matière inogène sera décomposée, et l'albumine, qui en est un des produits, passera à l'état coagulé. Il n'est pas encore possible, toutefois, de décider jusqu'à quel point cette coagulation contribue, dans les cellules végétales riches en albumine, à la contraction qui se manifeste dans le passage de la vie à la mort.

Je suis très éloigné d'avoir voulu donner, dans ce qui précède, une théorie des changements éprouvés par le protoplasma au moment de la mort. Mon but a été simplement de signaler quelques conséquences qu'on peut déduire des observations déjà faites, surtout lorsqu'on les combine avec la théorie de M. Brücke sur la structure moléculaire des corps capables d'imbibition; si je ne me trompe, ces considérations pourront contribuer à établir un lien plus intime entre les faits connus, à en donner une meilleure vue d'ensemble, et à mettre mieux en évidence les points de départ pour de nouvelles recherches expérimentales sur ces questions souvent ardues.

Les résultats principaux de mon travail peuvent être résumés dans les propositions suivantes; j'ajoute quelques-unes, qui sous une forme un peu différente, ont déjà été énoncées par d'autres, afin de pouvour mieux signaler les rapports qu'ils ont entre eux.

1o. La limite de température pour la désorganisation de la paroi des cellules est (souvent de plusieurs degrés) plus élevée que celle pour la mort du protoplasma; les altérations que la paroi des cellules éprouve au dessus de cette limite sont d'autant plus considérables que la chaleur est plus forte.

2o. La limite de température pour la vie du protoplasma est d'autant plus élevée que la proportion d'eau est plus faible; elle dépend de l'âge du tissu étudié; elle est différente pour des tissus différents de la même espèce de plantes, et pour le même tissu chez des espèces différentes; elle est même loin de montrer une égalité parfaite pour toutes les cellules d'un tissu homogène.

3o. Les changements visibles que la mort par une température élevée détermine dans le protoplasma sont essentiellement: la perte de la transparence; la perte de la solubilité dans quelques réactifs (lorsque celle-ci appartenait à l'état vivant); un changement de

la perméabilité et de la faculté d'imbibition pour des substances dissoutes dans l'eau, lesquelles (dans les cas examinés) deviennent ordinairement plus grandes; une diminution considérable de la capacité pour l'eau, entraînant la perte presque complète de la mobilité des molécules, et acompagnée dans la majorité des cas d'une expulsion d'eau et par conséquent d'une diminution de volume.

4o. Les changements que détermine dans le protoplasma la mort par d'autres causes sont, sous les rapports essentiels, les mêmes que les précédents, à moins qu'il ne s'opére une dissolution totale ou partielle du protoplasma. Sous les rapports secondaires, par exemple en ce qui concerne la visibilité et la grandeur de la contraction due à la mort, ou la possibilité d'être contracté par les réactifs après la mort, le protoplasma offre des différences suivant qu'il a été tué par telle ou telle cause.

5o. Les réactifs pour lesquels un corps protoplasmatique est capable d'imbibition sont les seuls qui peuvent le tuer directement; dans tous les cas, cet effet exige que le réactif atteigne dans le protoplasma une concentration déterminée, quoique souvent très faible; dans beaucoup de cas, le protoplasma ne meurt que longtemps après qu'il a été pénétré par le réactif.

6o. Le changement moléculaire qui accompagne la mort du protoplasma consiste essentiellement dans la destruction des molécules solides, probablement par dédoublement chimique de leur substance; un des produits de cette décomposition présumée est une matière qui appartient au groupe des albuminoïdes et qui se sépare à l'état de molécules solides; de cette manière, il se forme un corps capable d'imbibition qui, par ses propriétés, se rapproche le plus d'autres albuminoïdes analogues.

Sur le rôle de l'albumine dans le protoplasma végétal on doit adopter la théorie de M. Hermann. La matière inogène qui, d'après celle-ci, se trouve dissoute dans le protoplasma de toutes les cellules à fonctions vitales énergiques; qui, par son dédoublement en un corps albumineux et en matières non-azotées riches en oxygène, est la source de tout travail; et qui elle-même est régénérée par le corps albumineux (chez les plantes: l'albumine), les matières non-azotées et l'oxygène, — cette matière, dans cette théorie, subit lors de la mort une décomposition complète, dont le produit albumineux passe à l'état de coagulation.

(*Archives Néerlandaises T. VI. 1891, p. 245*).

UEBER EINIGE URSACHEN DER RICHTUNG BILATERALSYMMETRISCHER PFLANZENTHEILE.

Im Anfang des Sommersemesters 1871 legte Herr Professor Sachs mir die Frage zur experimentellen Beantwortung vor, inwieweit sich bilateralsymmetrische Pflanzentheile bei ihren geotropischen und heliotropischen Bewegungen anders verhalten als die gewöhnlichen senkrecht wachsenden Stengel. Unter seiner Leitung habe ich im vergangenen Sommersemester im botanischen Institut der Universität Würzburg eine Reihe von Untersuchungen hierüber angestellt, deren Resultate ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe. Für die vielfache Belehrung und Unterstützung bei dieser Arbeit fühle ich mich Herrn Professor Sachs, meinem verehrten Lehrer, zum lebhaftesten Dank verpflichtet.

Meine Untersuchungen beziehen sich lediglich auf Blätter und nichtvertikale Sprosse von Gefässpflanzen. Weder die Beschreibung der Richtungen, welche diese in der Natur einschlagen, noch eine vollständige Erklärung aller bei dem Erreichen dieser, oder bei dem Verlassen künstlich gegebener Richtungen beobachteten Erscheinungen liegt im Zwecke meiner Arbeit; ich beabsichtigte nur einige der wichtigsten Ursachen dieser Erscheinungen experimentell festzustellen. Dass eine solche Auffassung des Gegenstandes bei dem jetzigen Zustande unserer Kentnisse berechtigt ist, wird, wie ich glaube, die Behandlung der einschlägigen Literatur zur Genüge zeigen.

I. Historisches und Kritisches.

Schon von den ältesten Forschern, welche überhaupt den Richtungen der Pflanzentheile eine wissenschaftliche Betrachtung widmeten, wurde es als eine selbstverständliche, sich durch eine einfache Ueberlegung leicht ergebende Thatsache ausgesprochen, dass bei den Richtungen der nichtvertikalen Stengelorgane dieselben Ursachen bestimmend mitwirken, denen auch die vertikal aufwärts oder abwärts gerichteten Pflanzenorgane ihre Richtung verdanken. Man versuchte die Abweichung von der Vertikale dadurch zu erklären, dass man mit den überall wirkenden Ursachen, in diesen Fällen neue sich combinirt dachte, indem der Gleichgewichtszustand aller

wirkenden Ursachen die schiefe Richtung des Organes bestimmte. Da also die senkrecht aufwärts wachsenden Organe den einfachsten Fall bildeten, wurden diese hauptsächlich studirt, und die schief wachsenden nur gelegentlich als Anhang oder Erweiterung mit in die Untersuchung hineingezogen. Nur für Bonnet bildeten die Blätter den Hauptgegenstand seines Studiums, und auch er verglich ihre Richtung und deren Ursachen mit den Vorgängen in vertikalen Stengeln als mit dem einfacheren Falle.

Bis vor einem Jahre war diese Richtung der Untersuchung die allgemeine, und weil ich hier nicht auf die Literatur über die Ursachen der Richtung senkrechter Pflanzentheile eingehen kann, werde ich mich darauf beschränken müssen, das Wenige hervorzuheben, was bei den Untersuchungen über diese gelegentlich auch über Blätter und nicht-vertikale Sprosse mitgetheilt wurde. Eine eingehendere Besprechung wird dann aber eine im vorigen Jahre von Dr. A. B. Frank veröffentlichte Abhandlung finden müssen, in der ganz andere, den früheren widersprechende Ansichten vertreten werden.

Dodart [1]) war der erste, der darauf aufmerksam machte, dass die oberirdischen Pflanzentheile bestimmte Richtungen einschlagen, und diese, wenn sie aus ihnen herausgebracht sind, wieder anzunehmen suchen. Er zog hierbei hauptsächlich nur die Stengel in Betracht.

Bonnet hingegen behandelte in der zweiten Abhandlung seines berühmten Werkes „Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes" [2]) ausführlich die Richtungen der Blätter und ihre Eigenschaft diese wieder anzunehmen, wenn sie durch irgend eine äussere Ursache aus derselben abgelenkt worden sind. Auch prüfte er die Abhängigkeit der hierbei beobachteten Erscheinungen von verschiedenen Umständen, und versuchte es auf diese Weise empirisch ihre Ursache aufzufinden. Wenngleich dieses Letztere ihm nicht gelungen ist, so bildeten doch die von ihm beschriebenen und entdeckten Thatsachen eine breite und sichere Grundlage für jede weitere Forschung. Er zeigte, dass die Blätter die Oberseite ihrer Spreite gegen das Licht wenden, oder genauer, dass sie ihre Fläche senkrecht auf die Richtung des stärksten einfallenden Lichtes stellen und dabei ihre Oberseite diesem zukehren; er fand dieses sowohl bei diffusem Tageslicht, bei direktem Sonnenlicht, bei natürlicher

---

1) Histoire de l'Acad. Roy. d. Sc. 1699. p. 60—62; Ibidem 1700. p. 61—62.

2) Deutsch von Arnold: Untersuchungen über den Nutzen der Blätter bei den Pflanzen. 1762. S. 45—91.

oder künstlicher einseitiger Beleuchtung (im Freien oder am Fenster) als auch bei Benutzung künstlicher Lichtquellen. Werden die Blätter aus dieser, für sie normalen Richtung, gewaltsam herausgebogen, so suchen sie die frühere Lage wieder anzunehmen, und erreichen dieses mittelst Krümmungen oder Achsendrehungen mehr oder weniger vollständig. Bonnet fand ferner, dass abwärts gebogene Blätter auch in völliger Dunkelheit sich aufwärts richten, dass höhere Temperatur diese Bewegungen fördert, und dass bei vielen Blättern diese Bewegungen nur mittelst gewisser Theile, z. B. der Blattstiele oder der Polster ausgeführt werden.

Die Erklärung, welche Bonnet von diesen Erscheinungen gab, und welcher seine Meinung zu Grunde lag, dass die Unterseite der Blätter zu dem Einsaugen des Thaues bestimmt sei, also diesen aufsuche, wurde vollständig von Dutrochet [1]) widerlegt, der das Licht und die Schwere als die äusseren Ursachen dieser Bewegungen nachwies. Schon durch die kritische Behandlung der Versuche Bonnet's, welche er zum grössten Theile wiederholte, gelang es ihm diesen Nachweis zu liefern. Durch seine Rotationsversuche zeigte er, dass viele Blattstiele sich unter dem combinirten Einflusse der Schwere und der Centrifugalkraft ähnlich verhalten wie die Stengel. [2]) Ferner betonte er, dass es nicht immer die Oberseite der Blätter ist, welche sich gegen das Licht kehrt. Schon Duhamel [3]) und Bonnet sahen die Blätter des Viscum album in jeder Lage gegen das Licht wachsen, und in jeder ihnen willkührlich gegebenen Lage verharren; Dutrochet wies aber auf die Blätter mehrerer Gramineen, auf die blattartigen Zweige des Ruscus aculeatus u. s. w., welche ihre Unterseite gegen das Licht wenden. Er erklärte dieses Verhältniss durch die Beobachtung, dass gerade bei diesen Arten es die Oberseite ist, welche das sonst auf der Unterseite befindliche luftreiche Gewebe besitzt. Diejenigen Blätter, welche einen solchen Unterschied ihrer beiden Seiten nicht zeigen, wie z. B. manche Allium-Arten, richten entweder die obere, oder die untere Seite des Blattes gegen das Licht

Bei seiner Erklärung [4]) der Eigenschaft der Blätter den verlorenen normalen Stand wieder anzunehmen, berücksichtigt Dutrochet

---

1) Dutrochet, Mém. pour servir à l'hist. anat. et. physiol. d. végétaux et des animaux. I. II. p. 96.

2) l. c. II. p. 53.

3) Duhamel, Divers. Obs. sur le Guy; Hist. de l'Acad. Roy. d. Sc. 1742, Mémoires p. 483.

4) Dutrochet, l. c. II. p. 109.

nur den Blattstiel, ja er betrachtet die Spreite als ganz passiv bei diesen Bewegungen. Dass dieses Letztere nicht richtig ist, lehrt die Betrachtung dieser Bewegungen sowohl bei gestielten Blättern als zumal bei ungestielten ohne Mühe, und ich werde unten mehrfach die Gelegenheit haben, hiervon Beispiele anzuführen. Für die Bewegung der Blatttheile giebt er zwei Ursachen an: 1. die Aufwärtskrümmung unter dem Einfluss der Schwere, welche Eigenschaft also den Blattstielen und Stengeln gemeinsam ist, und 2. krümmen sich nach ihm die Blattstiele dem Lichte zu, aber nur wenn dieses ihre Unterseite trifft. Beide Angaben sind der Hauptsache nach richtig, bedürfen aber, wie sich im Laufe meiner Abhandlung ergeben wird, einer Vervollständigung um für alle Fälle Geltung zu haben.

Schon dreissig Jahre vorher hatte Knight 1), als er durch seine Rotationsversuche den direkten Nachweis zu liefern suchte, dass es die Schwere sei, welche die Richtung der vertikalen Stengel und Wurzeln bestimmt, eine Erklärung für die Wirkung der Schwere auf nicht-senkrechte Aeste versucht. Er nahm für die Stengel im Allgemeinen an, dass der in ihnen enthaltene Saft, sobald sie sich nicht in der vertikalen Lage befinden, durch die Schwere beeinflusst wird, und sich also auf der unteren Seite anhäuft. Hierdurch würde das Wachsthum dieser Seite gefördert, und könne eine Aufwärtskrümmung eintreten. In der Wirklichkeit trete diese nur dann kräftig ein, wenn der Stengel sehr saftreich sei, und verursache einen senkrechten Stand (vertikale Stengel); für die nicht-vertikalen Stengel nahm er an, dass sie nicht saftreich genug seien, um diese Krümmung auszuführen, bei welcher ja das Gewicht des Astes zu überwinden sei. Hiernach betrachtete Knight die Richtung dieser Zweige als die Folge zweier einander entgegenwirkender Kräfte, deren eine sie herabzieht, und deren andere sie aufwärts zu richten strebt.

Hofmeister 2), der die Wirkungen der Schwerkraft auf die Pflanzen einer ausführlichen Untersuchung unterwarf, benutzte zu seien Versuchen über Organe mit Gewebespannung sowohl Stengel als auch Blattstiele, und lieferte hierdurch einen erneuten Beweis für den ursächlichen Zusammenhang, der an vertikalen und nicht-vertikalen Pflanzentheilen beobachteten Richtungen und Richtungs-

1) Knight, On the direction of the Radicle and Germen during the Vegetation of seeds; Philosoph. Transact. 1806. I. p. 99.

2) W. Hofmeister, Ueber die durch Schwerkraft bestimmte Richt. v. Pflanzentheilen; Ber. d. math.-phys. Cl. d. K. S. Ges. d. Wiss. 1860. S. 175.

änderungen. Einige Fälle von nicht-vertikaler Richtung erläuterte er eingehender. 1) Eine Behauptung von Dutrochet 2) widerlegend, zeigte er, dass bei der Hängeesche das Herabhängen der Aeste durch ihr Gewicht verursacht wird, indem dieses grösser ist als die Kraft, mit der sie sich geotropisch aufwärts zu krümmen suchen. Die schon von Dutrochet 3) angegebene Thatsache, dass die Ausläufer von Typha, Sparganium und Equisetum in wagerechter oder schief abwärtsgeneigter Richtung, ja oft senkrecht abwärts wachsen, erklärt er dadurch, dass sie sich zwar geotropisch aufwärts zu krümmen suchen, daran aber durch verschiedene Widerstände gehindert werden, welche sie in der einmal angenommenen Richtung festhalten. Sobald der Widerstand entfernt werde, oder sobald durch gesteigerte Ernährung das Streben zur Aufwärtskrümmung hinreichend erstarkt sei, finde eine Aufwärtskrümmung wirklich statt.

In seinen Handbuch 4) zeigte Hofmeister dann weiter, dass auch die heliotropischen Krümmungen der Blattstiele mit denen der Stengel übereinstimmen. Die Resultate der verscheidenen Untersuchungen über die Ursachen der Richtung nicht-vertikaler Sprosse zusammenfassend, spricht er, Seite 286, den Satz aus: „Auf dem Zusamenwirken von positivem Heliotropismus, von Belastung von der Lothlinie abweichender Sprosse durch das krümmungsfähige Endstück und von geocentrischen Krümmungen, beruhen die mannichfachen, specifisch verschiedenen und charakteristischen Richtungen seitlicher Auszweigungen von Bäumen und Sträuchern." Die Ursache, durch welche die Blätter ihre Vorderseite gegen das Licht zu wenden suchen, wird von ihm als eine Art negativen Heliotropismus bezeichnet, und darin gefunden, dass „eine Fläche oder Kante des krümmungsfähigen Organs von einem Gewebe gebildet ist, welches bei dem Empfange einer Beleuchtung von bestimmter Intensität sich stärker ausdehnt, stärker wächst, als alle übrigen Gewebe des Organs". 5)

Auch Sachs vertrat in seinem Handbuch der Experimentalphysiologie 6) die Ansicht, dass die bei vertikalen und nicht-vertikalen

1) Hofmeister, l. c. S. 205.

2) Dutrochet, Mémoires. II. p. 90.

3) Dutrochet, l. c. II. p. 6. 26.

4) Hofmeister, Handbuch der physiol. Bot. Bd. I. 1. Abth. Die Lehre von d. Pflanzenzelle S. 289.

5) Hofmeister, l. c. S. 293. 295.

6) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie d. Pflanzen. S. 505—510.

Organen durch das Licht oder die Schwere entstehenden Krümmungen wesentlich die nämliche Ursache haben. In Bezug auf die Wirkung der Schwere zeigte er, dass bei den geotropischen Aufwärtskrümmungen die Unterseite stärker in die Länge wächst als die Oberseite, und gründete hierauf eine neue Erklärung dieser Erscheinungen, indem er die Ansicht Hofmeister's, nach welcher eine erhöhte Dehnbarkeit der Epidermis der Unterseite die Ursache der Aufwärtskrümmung war, widerlegte, und die Krümmungen als reine Wachtshumserscheinungen auffasste. Hierdurch wurde eine tiefere Einsicht in die Natur der durch die Schwere in den Pflanzen hervorgerufenen Krümmungen erzielt, und eine empirische Grundlage gewonnen für die von Sachs aufgestellte Theorie über die Art und Weise, wie die Schwere diese Erscheinungen verursacht. Was für den hier behandelten Gegenstand bei seinen Untersuchungen noch nebenbei wichtig ist, ist der Umstand, dass er sowohl Blattstiele als Stengel benutzte [1]), und dadurch auch in dieser Richtung ein ähnliches Verhalten für die ersteren darthat.

Auf ein paar Fälle, auf welche Sachs die Aufmerksamkeit lenkte, sei hier noch hingewiesen. Um den Einfluss der Ernährung auf die Richtung der Organe zu zeigen, erinnerte er an die Thatsache, dass ein horizontal oder schief wachsender Zweig nach Wegnahme des Gipfels des Hauptstammes sich aufrichtet, und so gewissermaassen den verlorenen Gipfel durch einen neuen ersetzt, und dass dieses bei sympodialer Stammbildung sogar der natürliche Hergang ist. [2]) Das Herabhängen vieler Blüthen durch Krümmung ihres Blüthenstiels, z. B. von Borrago officinalis, erklärte er durch die Annahme, dass die Blüthenstiele hinreichend weich und spannungsfrei sind, um unter dem Gewicht sich abwärts zu krümmen. [3])

Gegen diese Erklärung erhob sich Frank [4]), der dieses Herabhängen der Blüthen, in Fällen wo kein negativer Heliotropismus die Ursache ist, als eine geotropische Abwärtskrümmung darzuthun suchte. Er stellte Zweige von Clematis integrifolia, C. cylindrica, Papaver dubium und P. pilosum, an denen sich Blüthenstiele befanden, kurz vor dem Eintreten der Krümmung [5]) dieser Letzteren

1) l. c. S. 508.

2) l. c. S. 106.

3) l. c. S. 93.

4) Dr. A. B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868. S. 53.

5) Dass Frank diese Krümmung Nutation, und dasjenige was Jedermann mit dem Namen Nutation bezeichnet, Inclination nennt (l. c. S. 51), ist eine durch Nichts berechtigte Neuerung, die wohl keine Anhänger finden wird.

aufrecht in einen dunklen Raum und sah nach einiger Zeitt, dass die Krümmung sich auch hier vollzogen hatte, und dass die Knospen also senkrecht abwärts hingen. In einem zweiten Versuche stellte er Zweige dieser Arten und von Smilacina racemosa, nachdem die Krümmung schon eingetreten war, so in's Dunkle, dass sie in einem Winkel von 45° mit der Vertikale mit der Spitze abwärts standen, dass aber die Oeffnung der von den Blüthenstielen gemachten Bogen nach oben schaute. Der Erfolg war, dass diese Krümmungen sich ausglichen, oder in die entgegengesetzte übergeführt wurden, während in den älteren Theilen der Pflanzen geotropische Aufwärtskrümmungen stattfanden. Durch direkte Messungen überzeugte sich Frank, dass während dieser Krümmungen ein Wachsthum der sich krümmenden Theile stattgefunden hatte.

Aus diesen Wahrnehmungen schliesst Frank, dass die Ursache der Abwärtskrümmung die ist, dass die Schwere auf die einzelnen Zellen der krümmungsfähigen Strecke so einwirkt, dass in diesen, sobald sie in eine zu der Vertikalen geneigte Stellung gerathen, die Oberseite rascher zu wachsen anfängt als die Unterseite, und dass dadurch die Krümmung des ganzen Organs herbeigeführt werde. Er rechnet also diese Erscheinungen, gleich den Wurzelkrümmungen, zu den Fällen des positiven Geotropismus. 1) Da nun aber die meisten überhängenden Blüthenstiele, und zumal die von Frank untersuchten Arten in dem gekrümmten Theile Gewebespannung besitzen, und es bisher als ausnahmslose Regel galt, dass nur spannungslose Organe positiven Geotropismus besitzen können, kam mir eine Prüfung von Frank's Angaben wünschenswerth vor. Ich theile meine bezüglichen Versuche hier mit, weil auch ich bei meinen Untersuchungen keine Fälle von positivem Geotropismus in Organen mit Gewebespannung gefunden habe, und weil durch sie Frank's Schlussfolgerung vollständig widerlegt wird, und damit die von Hofmeister aufgestellte Regel ausnahmslos bleibt.

Nur drei von den von Frank benutzten Arten habe ich untersuchen können, und zwar: Clematis integrifolia 2), Papaver pilosum und P. dubium. Mit diesen wiederholte ich Frank's Versuche mit dem nämlichen Erfolge. Zu den Versuchen mit senkrecht aufwärts gerichteten Blüthenstielen habe ich Exemplare benutzt, in denen schon eine Abwärtskrümmung eingetreten war. Daneben aber wiederholte

1) Frank, l. c. S. 86.

2) Die meisten Versuche mit dieser Art stellte ich an der eingewurzelten Pflanze im Freien an, da die Ernährung der Blüthenstiele durch das Abschneiden zu sehr beeinträchtigt wird.

ich die Frank'schen Versuche mit Exemplaren, deren Blüthenknospen ich zuvor entfernt hatte. Jetzt glichen sich die Krümmungen der senkrecht gestellten Blüthenstiele aus, diejenigen der abwärts gerichteten glichen sich nicht aus, sondern wurden schärfer und die Spitze stellte sich womöglich noch genauer senkrecht. (Die älteren Theile der Blüthenstiele befestigte ich so, dass sie keine Krümmungen machen konnten.) Dieses Resultat zeigt, dass die biegsamen Stellen der Blüthenstiele, wie alle anderen Organe mit Gewebespannung, negativ geotropisch sind; und dass also die Abwärtskrümmung Folge des Gewichtes der Blüthenknopspen ist. Von einer grossen Anzahl anderer Arten (z. B. Geum rivale, G. potentilloides, Anemone pratensis, Papaver somniferum) stelle ich überhängende Blüthenstiele mit und ohne Endknospe (resp. Blüthe) senkrecht in einen dunklen Raum und fand in allen Versuchen, dass diejenigen ohne Endknospe sich geotropisch aufwärts krümmten.

Einen noch schlagenderen Beweis für den negativen Geotropismus der gekrümmten Theile überhängender Blüthenstiele lieferte mir folgender Versuch: Von überhängenden Blüthenstielen von Papaver pilosum und P. dubium wurden die Endknopsen sammt dem nächsten geraden Theile des Stiels entfernt, dann der ganze untere grade Theil in eine enge Glasröhre hineingesteckt; es blieb also nur der gekrümmte Theil frei. Jetzt wurde der so vorbereitete Stiel mit dem unteren Ende in den feuchten Sand eines dunklen feuchten Raumes horizontal hineingesteckt, und zwar so, dass auch die Krümmungsebene horizontal lag. Nach Verlauf mehrerer Stunden hatte sich der gekrümmte Theil in allen Versuchsobjecten senkrecht aufwärts gekrümmt, an dem Ende des engen Glasrohrs war die Krümmung eine sehr scharfe.

Für die abwärts gebogene Endspitze des noch beblätterten Stengels von Saxifraga longifolia, für die überhängende Stengelspitze von Solidago villosa, und für die horizontal auf der Erde kriechenden Ausläufer der Lysimachia Nummularia hat Frank [1]) den negativen Heliotropismus als die Ursache dieser Erscheinungen angegeben. Die übrigen in dieser Abhandlung besprochenen Thatsachen und Ansichten berühren meinen Gegenstand nicht. [2])

Die Bewegungen, mittelst deren die Blätter die verschiedenen

---

1) Frank, l. c. S. 49—53.

2) Wenn Frank durch die Angabe der Thatsache, dass an ihrer Spitze befestigte, an der Basis aber bewegliche Stengelgebilde, sich dennoch durch die Schwere nach oben concav krümmen können (l. c. S. 83, 84), meint einen neuen Gesichtspunkt für die Wissenschaft eröffnet zu haben (wie dieses

Stellungen, welche sie während ihrer Entwickelung einnehmen, erreichen, wurden von Sachs [1]) als Nutationen aufgefasst. Er beschreibt diese Bewegungen und ihre Ursachen folgendermaassen: „Die Knospenlage wird durch stärkeres Wachsthum der Blatthinterseite bewirkt, das spätere Auseinanderschlagen bei der Entfaltung durch stärkeres Wachsthum der Oberseite, bevor das Blatt seine definitive Stellung annimmt, krümmt es sich oft erst rückwärts (Phaseolus). Bei den Farrnblättern ist das Wachthum der Hinterseite anfangs so überwiegend, dass sie in der Knospenlage nach vorn spiralig eingerolt sind; dasselbe ist bei manchen Blattranken (Cucurbitaceen) der Fall, andere sind schon anfangs grade (Pisum u. a.); jene strecken sich vor Vollendung ihres Wachtshums nicht nur grade, sondern bei ihnen und allen Ranken überwiegt schliesslich die Verlängerung auf der Oberseite so sehr, dass sie sich rückwärts spiralig einrollen."

Im vorigen Jahre veröffentliche Frank eine Abhandlung über die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen [2]), in der, wie ich schon anfangs kurz erwähnte, ganz andere Ansichten über die Ursachen der Richtung der Blätter und der nicht-vertikalen Sprosse vertreten werden, als die bis hierher auseinandergesetzten. Ohne die Thatsachen und Ansichten, welche bis dahin veröffentlicht wurden, zu widerlegen, ja mit einzelnen Ausnahmen ohne ihrer zu erwähnen, wird ein Erklärungsversuch aufgestelt, der mit ihnen im vollsten Widerspruch steht. Ehe ich dazu übergehe die Richtigkeit der Frank'schen Ansicht zu prüfen, will ich kurz über die von ihm gemachten Versuche und Beobachtungen referiren.

Um eine kritsche und dennoch übersichtliche Darstellung liefern zu können, sei es mir gestattet, die Thatsachen in einer andern Reihenfolge, als der von Frank gewählten, zu besprechen. Zuerst werde ich die Versuche über den Einfluss der Schwere und des Lichtes auf die morphologsche Orientirung horizontaler

---

auf Seite 81, und auf Seite 84 seiner bald zu citirenden Abhandlung „Richtung von Pflanzentheilen" scheint), so möge er die nämlichen Versuche bei Bonnet (l. c. S. 72—74) und bei Dutrochet (l. c. II. S. 6.) nachlesen und sich zumal die bezügliche Tafel bei Bonnet ansehen (Tafel XVIII). Auch ist eine Bemerkung van Hofmeister (Die Lèhre van der Pflanzenzelle. S. 286.) zu beachten.

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl. 1870. S. 565.

2) Dr. A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation, Leipzig 1870.

Aeste behandeln, dann die Beobachtungen nicht-vertikaler Stengel und Blätter, und drittens die Versuche über die Fragen, wie diese sich im Dunkeln, oder nachdem sie künstlich in unnatürliche Lage gebracht sind, verhalten. In diese drei Gruppen lassen sich sämmtliche in Frank's Abhandlung mitgetheilte Thatsachen, soweit sie die Stengel und Blätter der Gefässpflanzen berücksichtigen, ohne Zwang zusammenfassen. Versuche mit einseitiger Beleuchtung, Versuche über den Einfluss der Belastung, Versuche mit vom Pflanzenkörper getrennten morphologisch genau umschriebenen Organen hat Frank in dieser Arbeit nicht angestellt. Ueber seine Versuche im Dunkeln muss im Allgemeinen bemerkt werden, dass sie meistens so lange dauerten, dass die benutzten Pflanzentheile bei der Beobachtung des Resultates gänzlich etiolirt waren. Ueber Frank's Schlussfolgerungen lässt sich bemerken, dass er immer nur eine Kraft als ausschliesslich bestimmend für die Richtung der Pflanzentheile betrachtet, und dadurch dazu gelangt ist, diesen Kräften ganz neue hypothetische Wirkungen zuzuschreiben. In vielen von seinen Beobachtungen ist es sehr leicht, die Resultate durch das Zusammenwirken längst bekannter Ursachen (Geotropismus, positiver oder negativer Heliotropismus, Belastung) zu erklären; zu einer vollständigen Erklärung braucht man allerdings meistens noch wenigstens eine andere Ursache, worauf ich aber erst später nach Mittheilung meiner eigenen Untersuchungen werde eingehen können.

In Bezung auf die anatomische Orientirung horizontaler Aeste hat Frank die wichtige Thatsache aufgefunden, dass bei den Coniferen die Ausbildung eines horizontalen Astes zu einem bilateralsymmetrischen Gebilde während der Entwickelung aus dem Knospenzustand von der Schwere und vielleicht auch dem Lichte beeinflusst wird, und zwar so, dass immer die physikalische Oberseite, resp. die am stäksten beleuchtete Seite zur anatomischen Oberseite wird. 1) Bei den von ihm untersuchten Laubhölzern findet diese Beziehung nicht statt, sondern wird die histologische Differenzirung lediglich durch die in der Knospe schon vorhandenen Verhältnisse bestimmt. 2)

Die Versuche, woraus er diese Folgerungen schliesst, sind der Hauptsache nach die folgenden: Er befestigte vor dem Treiben der

1) l. c. S. 24—27.
2) l. c. S. 34.

Knospen, Aeste künstlich in verschiedenen Richtungen. Er erhielt dadurch Knospen deren Achse vertikal aufwärts, andere deren Achse vertikal abwärts, und noch andere deren Achse horizontal gerichtet war. Von den die Knospen mit horizontaler Achse tragenden Sprossen standen einige mit ihrer Foliationsebene senkrecht, andere mit dieser horizontal, wobei dann die Unterseite nach oben schaute. Bei dem Austreiben der Coniferen-Knospen beobachtete er nun Folgendes. Die vertikalen Zweiglein richteten sich bald horizontal; ihre Krümmungsebene stand aber in keiner Beziehung zu der Foliationsebene der jährigen, sie tragenden Sprosse, die horizontalen Zweiglein änderten ihre Richtung nicht. Bald scheitelten sich bei allen die Blätter und zwar immer auf der physikalischen Oberseite, welche dadurch auch bei der weiteren Entwickelung zur anatomischen Oberseite wurde. Dem entsprechend drehten sich die Blätter in ihrem Basaltheile so, dass ihre morphologische Oberseite zur physikalischen wurde. Ist diese Differenzirung einmal eingetreten, so kann man durch Aenderung der Richtung des neuen Zweiges keine Umwechslung der Ober- und Unterseite mehr hervorrufen. Von der Thatsche, dass wirklich die physikalische Oberseite zur anatomischen, und nicht etwa durch Torsion die anatomische zur physikalischen geworden ist, kann man sich auch an den ausgewachsenen Versuchszweigen leicht überzeugen. Frank erhielt diese Resultate bei Taxus baccata, Pinus Picea, P. balsamea und P. canadensis. Ich habe seine Versuche mit in umgekehrter Lage horizontalgestellten Aesten von Taxus baccata, Picea nigra und Sequoia sempervirens wiederholt, und seine Angaben genau bestätigt gefunden.

Bei Tilia parvifolia und Carpinus Betulus beobachtete Frank in diesen Versuchen, dass immer die Foliationsebene der neuen Zweige durch diejenige des jährigen Astes bestimmt war; bei dem Austreiben der neuen Zweige erhielten diese ihren normalen Stand erst durch Krümmungen und Achsendrehungen. In allen diesen Versuchen wurde der Einfluss des Lichtes nicht ausgeschlossen, doch beobachtete Frank, dass wenn er Aeste der genannten Conifern in der normalen horizontalen Lage im Dunkeln treiben liess, die Scheitelung der Blätter und die Ausbildung der anatomischen Ober- und Unterseite auch hier erfolgte. [1]

Ein grosser Theil von Frank's Arbeit ist der ausführlichen Beschreibung einer Anzahl der in der Natur vorkommenden Fälle hori-

---

1) l. c. S. 27.

zontaler oder schiefer Sprosse und Blätter gewidmet. [1]) Es wird hierin gezeigt, wie die morphologische Orientirung allgemein in bestimmter Beziehung zu der physikalschen Richtung steht, wie zumal bei den Blättern diese Beziehung offenbar eine für das Pflanzenleben nützliche, und hauptsächlich durch die Richtung des einfallenden Lichtes bedingte ist, und wie in denjenigen Fällen, wo der Stengel oder das Blatt bei dem Hervortreten aus dem Knospenzustande nicht gleich anfangs die für ihn normale Richtung hat, diese durch Krümmungen und Achsendrehungen erreicht werden. Ferner beschreibt er den Antheil, welchen die Richtung der Aeste an dem Habitus der Bäume und Zweige haben, weist darauf hin, dass in vielen Fällen die der Krümmungen und Drehungen fähigen Internodien und Blätter diese Eigenschaft nicht in ihrer ganzen Länge, sondern nur an bestimmten Stellen besitzen, und erläutert zuletzt, wie den getheilten und den zusammengesetzten Blättern durch diese Eigenschaft die Erreichung einer solchen Stellung, dass jeder Theil der Spreite senkrecht auf das einfallende Licht steht, bedeutend erleichtert wird. Auf die einzelnen von ihm beschriebenen Fälle näher einzugehen würde mich zu weit führen.

Die Versuche, welche Frank über die Ursachen dieser verschiedenen Richtungen angestellt hat, lassen sich bequem in zwei Gruppen zusammenfassen, je nachdem es sich herausstellte, dass das Licht einen Einfluss auf die Richtung des untersuchten Pflanzentheils hatte, oder dass diese Richtung auch in der Dunkelheit angenommen wurde. Ich erwähne die Versuche der letzteren Gruppe zuerst.

Junge, noch wachsende, horizontale Zweige von Taxus baccata, Pinus Picea, P. canadensis [2]), Tilia, Carpinus, Ulmus [3]), Spiraea hypericifolia [4]), Philadelphus colombianus [5]), wurden in senkrecht aufwärts gerichtete Stellung gebracht und künstlich befestigt. Nach einigen Tagen hatte sich das noch wachsende Ende so gebogen, dass es horizontal stand, wobei es meistens, jedoch nicht in allen Fällen seine morphologische Oberseite gegen das Zenith kehrte. Wo die Oberseite bei der Krümmung unten kam, erreichte sie durch

---

1) l. c. S. 5—17 für die Sprosse; S. 43—65 für die Blätter; die zwe in diesen letzteren Seiten mit verzeichneten Versuchsreihen werde ich später erwähnen.

2) l. c. S. 22—30.

3) l. c. S. 30—37.

4) l. c. S. 37.

5) l. c. S. 38.

eine Torsion des Sprosses bald wieder ihre normale Lage. Im Dunkeln wurden die Versuche mit dem nämlichen Erfolg wiederholt. Frank erklärt dieses Resultat dadurch, dass er annimmt, dass die Internodien die Eigenschaft besitzen, sich senkrecht auf die Richtung der Schwere zu stellen, und dabei ihre Oberseite nach oben zu richten. Das mag in einigen Fällen richtig sein, in anderen aber besitzt der Ast dieses Streben nur, so lange das Gewicht der Blätter mitwirkt. Als ich bei Ulmus campestris, Picea nigra u. a. m. die Blätter eines horizontalen kräftig wachsenden Zweiges entfernte, beobachtete ich nach einigen Tagen eine Aufwärtskrümmung dieser Zweige; die horizontale Richtung ist also Folge der Belastung, wahrscheinlich mit gewöhnlichem Geotropismus, und vielleicht auch mit anderen Eigenschaften der untersuchten Organe combinirt.

Ferner befestigte Frank wachsende horizontale Zweige der genannten Arten, und von Corylus [1]), Lonicera Xylosteum, und L. diversifolia [2]) in horizontaler aber umgekehrter Lage; die Folge war, dass sie durch Torsionen wieder in ihren ursprünglichen Stand geriethen, wobei die schon von Natur tordirten Zweige die neue Torsion in der Richtung der schon vorhandenen ausführten. Bei mehreren dieser Arten stellte er auch Zweige horizontal so auf, dass ihre Medianebene horizontal stand; auch diese erreichten ihre natürliche Stellung durch Torsionen, und zwar wurde dabei immer der kürzeste Weg eingeschlagen. Auch im Dunkeln wurden alle diese Versuche mit dem nämlichen Resultate wiederholt. Frank nimmt auch hier eine Eigenschaft der Internodien an, sich senkrecht auf die Richtung der Schwere, und zwar mit der morphologischen Oberseite nach oben, zu stellen. Da aber die Blätter in diesen Versuchen nicht entfernt wurden, da nicht genau angegeben wurde, ob nicht auch geringe Krümmungen hierbei auftraten, und da, wie ich im Laufe dieser Abhandlung zeigen werde, eine auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung in vielen Fällen die alleinige Ursache beobachteter Torsionen ist, so lehren alle diese Versuche Nichts über die Frage, ob die Ursache der Torsion in dem sich tordirenden Theile, oder ob sie ausserhalb desselben gesucht werden muss. Sie sind also nicht im Stande die von Frank aufgestellte Hypothese auch nur wahrscheinlich zu machen.

In allen diesen Versuchen verhielten sich diejenigen Blätter [3]),

---

1) l. c. S. 35.
2) l. c. S. 39.
3) l. c. S. 60—65.

welche nicht durch Krümmung oder Drehung der Zweige in ihre normale Lage zurückgeführt wurden, genau ebenso, sie erreichten, insofern ihr Wachsthumsstadium dieses gestattete, ihre normale Stellung entweder durch Krümmungen oder durch Achsendrehungen, dabei immer den kürzesten Weg folgend. Da nun auch in diesem Falle, wie ich zeigen werde, das Gewicht der Spreite im Stande ist, je nach der Lage, Krümmungen und Torsionen herbeizuführen, können auch in dieser Hinsicht die Versuche nicht als über die Eigenschaften einzelner Theile entscheidend betrachtet werden.

Noch in einem Versuche [1]) meint Frank den Nachweis geliefert zu haben, dass Sprosse sich senkrecht auf die Richtung der Schwere zu stellen suchen. Der Versuch bezieht sich auf die Ausläufer der Erdbeeren, und zwar benutzte Frank die Fragaria lucida. Er fand, dass künstlich vertikal aufwärts oder abwärts gerichtete Ausläufer dieser Art sich sowohl im Lichte als im Finstern wieder horizontal stellen; dass aber die in normaler Lage verdunkelten ihre Richtung nicht ändern, oder dass, wenn auch kleine Abweichungen eintraten, diese doch späterhin wieder ausgeglichen wurden. Die Versuche mit den vertikal aufwärts gestellten Ausläufern lassen die Vermuthung zu, dass das Gewicht der Spitze einen Einfluss hatte, da die Krümmungen nur eintraten, nachdem die Stengel um ein Beträchtliches in die Länge gewachsen waren; die Beschreibung der übrigen Versuche ist nicht genau genug um irgend welche Kritik zu gestatten. Ich habe es daher versucht, über die Eigenschaften der Ausläufer der Erdbeere durch neue Versuche in's Klare zu kommen.

Ich stellte zahlreiche, meist 15 Cm. lange, kräftig wachsende Ausläuferspitzen von verschiedenen Arten, an denen ich die Endknospe und etwaige Blätter entfernt hatte, horizontal in normaler oder umgekehrter Lage in einen dunklen feuchten Raum: nach 24 Stunden hatten sich alle deutlich aufwärts gekrümmt, sie waren also negativ geotropisch. Für die Versuche über den Einfluss des Lichtes benutzte ich in Töpfen wachsende Exemplare der F. canadensis, da mir die F. lucida nicht zur Verfügung stand. Mehrere Ausläufer dieser Exemplare befestigte ich in vertikaler Stellung, so dass die c. 15 Cm. lange Spitze frei und beweglich blieb. Da diese Spitzen nicht alle ganz gerade waren, stellte ich die Pflanzen in's Dunkle, wo sie bald völlig grade und senkrecht wurden. Jetzt stellte ich die Töpfe unter einem Recipienten von schwarzem Pappdeckel, dessen

---

1) l. c. S. 20; den Versuch mit Deutzia S. 15 und 40, werde ich erst später besprechen.

eine vertikale Seite durch eine Glasscheibe gebildet war, vor dem Südfenster, so dass die Spitzen direktes Sonnenlicht erhielten. Einige stellte ich mit ihrer morphologischen Oberseite, andere mit ihrer Unterseite gegen das Licht. Nach 4—5 Stunden hatten sich alle Ausläuferspitzen convex gegen das Licht gebogen. Als ich jetzt den ganzen Apparat wieder verdunkelte, stellten sich die Spitzen wieder senkrecht. Ich wiederholte diese Versuche mehrere Tage hindurch. Erst als die Spitzen zu lang geworden waren, um durch den Geotropismus ihres unteren, nicht mehr kräftig wachsenden Theiles gehoben zu werden, wurde die Krümmung in diesem Theile eine bleibende. Im direkten Sonnenlichte sind diese Ausläufer also negativ heliotropisch. Bei sehr diffusem Tageslicht haben sie, wie später gezeigt werden wird, keine heliotropische Eigenschaften. Die horizontale Stellung im Freien kann also als die Lage betrachtet werden, in der Geotropismus und Heliotropismus einander Gleichgewicht machen. Dem entsprechend sieht man an trüben Tagen im Freien nicht selten die wenig belasteten Spitzen dieser Ausläufer sich etwas aufwärts krümmen. Die Nutationen, welche man vielfach an den äussersten, 1—2 Cm. langen Strecken der Spitzen beobachtet, bleiben hier selbstverständlich ausser Betracht.

Einen Einfluss des Lichtes auf die Richtung nicht-vertikaler Pflanzentheile beobachtete Frank in folgende Versuchen:

Die horizontalen Stengel von Polygonum aviculare, Atriplex latifolia, und Panicum Crus Galli [1]) krümmten sich senkrecht aufwärts, nachdem sie in völlige Finsterniss versetzt worden waren; dagegen stellten sich vertikal aufwärts oder vertikal abwärts gebundene Zweige der ersteren Art im Lichte alsbald wieder horizontal. Frank schliesst aus ersteren Versuchen richtig, dass die genannten Sprosse negativ geotropisch sind, erklärt aber den zweiten Versuch, indem er annimmt, dass die Stengel die Eigenschaft haben, sich senkrecht auf das einfallende Licht zu stellen. Viel einfacher ist aber die gleich zulässige Annahme, dass sie negativ heliotropisch sind, und dass Geotropismus und Heliotropismus einander bei der wagerechten Stellung Gleichgewicht machen. Einen Versuch, um über die Zulässigkeit der einen oder der andern Annahme zu entscheiden, hat Frank nicht gemacht.

Bei Convallaria latifolia und C. multiflora [2]) beobachtete Frank, dass die Sprosse, welche im Licht ihre Spitzen wagerecht stellen,

---

1) l. c. S. 18—20.
2) l. c. S. 21.

bei der Entwickelung in völliger Finsterniss senkrecht bleiben, und dass sogar bei der ersteren Art die am Lichte schon gekrümmten Sprosse sich in der Finsterniss wieder erheben. Statt der einfachen Erklärung, dass die horizontale Stellung hier Folge des Zusammenwirkens von Geotropismus und negativem Heliotropismus ist, wählt Frank auch hier, ohne den entscheidenden Grund anzugeben, die Annahme, dass die Stengel die Eigenschaft besitzen, sich senkrecht auf das einfallende Licht zu stellen.

Ueber den Einflus des Lichtes auf die Richtung der Blätter stellte Frank folgende Versuche an. 1) In Töpfen stehende Stöcke von Lappa minor, Rumex conglomeratus, Capsella Bursa pastoris, Plantago major, P. lanceolata, Primula elatior, Cirsium sp. und Ranunculus Ficaria, welche alle noch in der Bildung ihrer Wurzelblätter begriffen waren, wurden in natürlicher Stellung in einen völlig dunklen Raum gestellt. Alle noch wachsenden, und alle neu sich entwickelnden Theile stellten sich dabei vertikal, woraus Frank schliesst, dass ihre natürliche von der Lothlinie abweichende Stellung nur eine Wirkung des Lichtes ist. Da aber die senkrecht entwickelten Blätter völlig etiolirt waren, somit ihre Ernährung eine unvollständige und das Wachsthum zumal ihrer Spreiten ein ganz anderes war als dasjenige der nämlichen Theile im grünen Zustand, so kann man auch diesem Versuch keine Beweiskraft zusprechen für die Behauptung, dass die Spreiten der untersuchten Blätter nur durch die direkte Lichtwirkung ihre normale Stellung erhalten. 2)

Mit Allium ursinum, in dessen Blättern die morphologische Unterseite bekanntlich im Laufe der Entwickelung zur Lichtseite wird, stellte Frank ganz ähnliche Versuche an. 3) In diesen tordirten sich die Blattstiele wie gewöhnlich, aber stärker als am Lichte, die Spreite krümmte sich abwärts, wobei aber öfter die Lichtseite unten kam, woraus Frank schliesst, dass hier auch das Licht einen Einfluss auf die normalen Krümmungen ausübt.

Ich übergehe das Capitel über die Marchantiaceen und Jungermanniaceen, und wende mich jetzt zu dem letzten Capitel, dem Frank die Ueberschrift „Allgemeine Gesetze" gegeben hat.

---

1) l. c. S. 46.

2) Beobachtet man in der freien Natur die Richtung der jüngsten Wurzelblätter dieser Arten, auch nach ihrer völligen Entwickelung, so wird man leicht erkennen, dass die auf das einfallende Licht senkrechte Richtung der Spreite, welche Frank ihnen zuschreibt, sich bei vielen nur in sehr unvollkommener Weise vorfindet.

3) l. c. S. 46.

Zunächst fasst er hier das Resultat aller seiner im Vorhergehenden mitgetheilten Beobachtungen und Versuche dahin zusammen, dass das Ziel der beobachteten Bewegungen „diejenige Stellung ist, in welcher die Linie ober Ebene des Wachsthums rechtwinklig steht zu der Richtung, in welcher die Gravitation wirkt oder die Lichtstrahlen gehen, wobei, wenn zweierlei morphologisch verschiedene Kanten oder Seiten an den Organen sich finden, immer eine bestimmte der Quelle jener Kräfte zugekehrt wird." [1]) Ueber die Ursache dieser Bewegungen habe ich schon im Vorhergehenden bemerkt, dass Frank annimmt: 1) dass jedesmal nur eine äussere Kraft ausschlieslich die zu erreichende Richtung bestimmt, und 2) dass überall diese äussere Kraft direkt auf den sich krümmenden oder tordirenden Theil einwirkt. Zwar hat Frank diese beiden Annahmen nicht ausdrücklich hervorgehoben, noch ihre Richtigkeit experimentell geprüft; aus allen seinen Schlussfolgerungen geht aber deutlich hervor, dass er sie als richtig, man möchte sogar meinen, als selbstverständlich voraussetzt. Indem nach diesen Voraussetzungen jedes einzelne Theilchen, welches dieser Bewegungen fähig ist, eine morphologisch in ihm bestimmte Ebene, welche immer die Längsachse des Organs in sich enthält, senkrecht auf die Richtung des Lichtes und der Schwere zu stellen sucht, das Organ sich immer transversal auf die Richtung des Lichtes oder der Schwere stellt, schlägt Frank vor, der Ursache dieser Bewegungen den Namen Transversal-Heliotropismus, resp. Transversal-Geotropismus zu geben.

Die erste der beiden Annahmen ist eine entschieden willkührliche und logisch unbegründete. Wenn ein Pflanzentheil, wie z. B. die Stengel von Polygonum aviculare, Convallaria latifolia u. a., sowohl für die Wirkung des Lichtes, als für diejenige der Schwere empfindlich ist, und man weiss, dass er sich unter dem Einfluss des Letzteren senkrecht zu stellen sucht, daran aber durch das Licht gehindert wird, so ist unter allen Bedingungen seine wirkliche Richtung (abgesehen von anderen mitwirkenden Kräften) die Folge des Zusammenwirkens beider Kräfte, und diese Richtung kann nur dann mit derjenigen Richtung zusammenfallen, welche er unter dem alleinigen Einfluss des Lichtes haben würde, wenn dieser Einfluss im Vergleich zu dem der Schwere unendlich gross ist. Zu dieser Annahme besteht aber nicht der geringste Grund, und viele Beobachtungen widersprechen ihr auf das Entschiedenste. Dass die von

1) l. c. S. 72.

Frank angeführten Thatsachen diese Annahme nicht beweisen, habe ich bei der Erörterung dieser erwähnt.

Ueber die Richtigkeit der zweiten Annahme können selbstverstädlich nur solche Versuche entscheiden, bei denen jede Belastung des untersuchten Theils entfernt worden ist, da bekanntlich durch künstliche Belastung im Allgemeinen leicht Krümmungen, und durch auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung Torsionen herbeigeführt werden können, welche durch das Wachsthum bleibend werden. Solche Versuche nun hat Frank nicht gemacht. Näheres über den Einfluss der Belastung werde ich im Laufe meiner Abhandlung mittheilen; es wird sich da zeigen, wie dieses schon bei dem angeführten Versuche mit Ulmus und Picea der Fall war, dass auch die natürliche Belastung einen wichtigen Einfluss auf die Richtung und auf die Bewegungen der Pflanzentheile haben kann. Damit ich später nicht hierauf zurückzukommen nöthig habe, erwähne ich hier, dass zumal meine Untersuchungen über die Ursache der Torsionen die Unrichtigkeit der zweiten Annahme beweisen.

Nachdem also beide Annahmen für keinen Fall bewiesen, für viele Fälle aber entschieden unrichtig sind, wird der Schluss erlaubt sein, dass für die Aufstellung der Hypothese, dass die horizontalen Pflanzentheile eine Eigenschaft besitzen, die man mit dem Namen Transversal-Heliotropismus, resp. Transversal-Geotropismus belegen könnte, kein Grund vorhanden ist.

Auch aus rein logischen Gründen ist, wie es mir scheint, jene Hypothese unhaltbar. Denn es giebt im Pflanzenreiche nicht nur vertikale und horizontale Organe, sondern auch jede andere Richtung hat ihre Vertreter. Wenn nun Frank annimmt, dass horizontale Pflanzentheile die Eigenschaft haben, sich senkrecht auf die Richtung des Lichtes oder der Schwere zu stellen, und zwar durch eine direkte Einwirkung dieser Kräfte auf ihre kleinsten Theilchen, so muss er auch annehmen, dass schiefe Pflanzentheile ebenso die Eigenschaft haben sich schief zu diesen Richtungen zu stellen, und zwar nach bestimmten Winkeln. Es würde also z. B. auch 45°—Heliotropismus oder —Geotropismus u. s. w. geben, ja sogar müsste man für einige Pflanzentheile — 45° —Heliotropismus u. s. w. annehmen, und der Transversal-Heliotropismus wäre nur einer von den vielen möglichen Fällen, und zwar der 90° -Heliotropismus. Ebenso für den Geotropismus. Aus dieser Betrachtung ersieht man, dass die Frank'sche Ansicht kaum den Namen eines wissenschaftlichen Erklärungsversuchs verdient.

Nach der Aufstellung seiner Hypothese versucht Frank es, die möglichen Bewegungen aller „transversal-heliotropischen und transversal-geotropischen" Pflanzentheile in allgemeinen Sätzen auszudrücken. Indem er die auf die Richtung des Lichtes, resp. der Schwere in normalem Zustande senkrechte Ebene der betrachteten Organe Transversal-Ebene nennt, stellt er folgende Sätze auf. 1)

1) „Steht die Transversalebene vertikal, resp. in der Richtung intensivster Beleuchtung so, dass die Basis dem Zenith, resp. der Lichtquelle zugekehrt ist, so beschreibt das Organ eine Krümmung von 90°, bei welcher die Vorderseite concav wird.

2) Steht die Transversalebene in der nämlichen Richtung, aber so, dass die Spitze dem Zenith, resp. der Lichtquelle zugekehrt ist, so nimmt das Organ ebenfalls eine Krümmung von 90° vor, bei welcher aber die Vorderseite convex wird.

3) Steht die Transversalebene so, dass dem Zenith, resp. des Quelle intensivsten Lichtes weder die Basis noch die Spitze, sondern eine Seite zugewendet ist, wobei also die Longitudinale des Organes rechtwinklig liegt zur Vertikale, resp. zur Richtung stärkster Beleuchtung, so erfolgt eine Achsendrehung um 90° und zwar rechtsum wenn die rechte, linksum wenn die linke Seite dem Zenith, resp. der Lichtquelle zugekehrt war.

4) Liegt endlich die Longitudinale des Organes abermals rechtwinklig zur Vertikale, resp. zur Richtung stärkster Beleuchtung, aber so, dass die Transversalebene horizontal, resp. rechtwinklig zur Richtung der Beleuchtung steht, jedoch die Hinterseite dem Zenith resp. der Lichtquelle zukehrt, so wird entweder eine Krümmung von 180° beschrieben, wobei die Vorderseite convex wird, oder es erfolgt eine Drehung des Organes um seine Achse im Betrage von 180°.

In diesen vier Formen geschehen die Bewegungen aller der verschiedenen transversalheliotropischen und -geotropischen Pflanzentheile, von denen in der vorliegenden Arbeit die Rede gewesen ist, wie der Leser leicht selbst finden wird, wenn er dieselbe mit diesen Gesetzen vergleicht."

Ueber diese „Gesetze", die ihrer Form nach zwar vom theoretischen Standpunkt aus ausgesprochen sind, ihrem Inhalte nach aber, wie der angeführte Zusatz zeigt, durchaus empirische sein sollen, muss ich noch einige Bemerkungen mittheilen. Erstens gelten sie in ihrer scharfen Fassung selbstverständlich nur für Pflanzentheile,

---

1) l. c. S. 78.

welche in normaler Stellung mathematisch genau senkrecht auf die Richtung des Lichts oder der Schwere stehen, ein Fall der in der Natur vielleicht noch weniger allgemein ist, als die senkrechte Aufwärtsrichtung. Zweitens aber giebt es eine so beträchtliche Anzahl von Ausnahmefällen von diesen Sätzen, dass sie, zumal der erste und der dritte, nicht einmal als empirische Regeln gelten können. Es kann nicht meine Aufgabe sein, alle diese Ausnahmen hier anzuführen, nur auf einige wichtige will ich hinweisen.

Die meisten Blätter krümmen sich, wenn sie in den im ersten Satze erwähnten vertikalen Stand künstlich versetzt werden, so, dass ihre Hinterseite concav wird, werden sie hieran durch irgend einen festen Körper verhindert, so drücken sie sich kräftig an diesen an. In zahlreichen hierüber angestellten Versuchen fand ich diese Thatsache ganz allgemein; nur wenn eine ungleiche Belastung der beiden Seiten Torsionen herbeiführte, wurde das Resultat undeutlich. Stellte ich in Töpfen erwachsene Pflanzen umgekehrt so auf, dass sich irgend ein Blatt in der Richtung des einfallenden direkten Sonnenlichtes befand, aber so, dass die Basis der Sonne zugekehrt war, und dass die morphologische Oberseite nach unten schaute, so krümmte sich das betreffende Blatt stets mit der Hinterseite concav. So z. B. bei Cucurbita Pepo, Lupinus hirsutus, Dahlia variabilis (Blattstiele), Mirabilis Jalappa (Spreite), Phaseolus multiflorus (Blattpolster). Etwaige Krümmungen des Stengels waren hierbei natürlich durch Befestigung verhindert. Viele horizontale Aeste krümmen sich nachdem sie in den im zweiten Satze beschriebenen Stand versetzt wurden, mit der Vorderseite concav. So z. B. horizontale (entblätterte) Aeste von Evonymus verrucosus, Picea nigra. Die im dritten Satze erwähnte Torsion erfolgt bei den meisten Blättern nur, nachdem eine rückwärts concave Krümmung eingetreten ist, und ist, wie ich später zeigen werde, nur eine Folge der durch diese herbeigeführte stärkere Belastung. In Bezug auf den vierten Satz muss bemerkt werden, dass viele horizontale Zweige sich, nachdem sie in umgekehrter Lage horizontal gestellt wurden, nicht aufwärts, sondern abwärts krümmen. So z. B. Evonymus verrucosus, Abies Pichta.

Diese Thatsachen zeigen, dass die von Frank aufgestellten Regeln wenigstens nicht allgemein gültig sind. Da diese Sätze aber logisch aus seiner Hypothese des Transversal-Geotropismus, resp. Heliotropismus abgeleitet sind, so kann diese durch sie als genügend widerlegt betrachtet werden.

In dem letzten seiner „Allgemeinen Gesetze" versucht Frank es

darzuthun, dass der angebliche Transversal-Geotropismus, resp. Heliotropismus Eigenschaften der Zellhäute sind, wodurch er zu der Annahme einer Polarität in den einzelnen Zellen, ja in den einzelnen Zellhauttheilchen geräth: „es würde nämlich," sagt er Seite 80, „so zu sagen, jedes kleinste Zellhautstückchen wissen, wo Vorn und Hinten, wo Spitze und Basis, wo Rechts und Links ist." Er stellt ferner die allgemeinen Gesetze auf, nach welchen das Licht und die Schwere das Wachtsthum polarer Zellhäute in den verschiedenen Richtungen ändern müsen, um die beobachteten Krümmungen und Achsendrehungen herbeizuführen, und unterscheidet später die polaren Zellhäute, je nach der Ursuche unter deren Einfluss die Polarität erhalten wurde in autopolare, geopolare und heliopolare. Nach dem was ich über den Transversal-Heliotropismus und -Geotropismus im Allgemeinen angeführt habe, wird es einleuchtend sein, dass diesen Annahmen jede wissenschaftliche Grundlage fehlt, und brauche ich deshalb hier nicht näher auf ihre Erörterung einzugehen.

II. URSACHEN DER RICHTUNG DER BLATTER.

Gewebespannung.

Die Spannungen der verschiedenen Gewebeparthien der Blattstiele sind bekanntlich in den Hauptsachen die nämlichen, wie sie bei Stengeln beobachtet werden, und ich brauche daher nicht weiter hierauf einzugehen. [1]) Vollkommen stimmen diese Spannungen aber nicht mit denjenigen der Stengel überein, wie dieses schon von Sachs vermuthet worden ist: „Bei den gewöhnlichen Laubblättern scheinen die Gewebespannungen des Stiels, der Lamina, der Nerven in verschiedenem Grade auf Ober- und Unterseite vertheilt zu sein, so dass auch bei sehr ungünstiger Verlegung derselben, die durch Schwerkraft bewirkte Krümmung immer wieder dazu führt, die Oberseite zenithwärts zu wenden." [2]) Zumal bei den Nerven lässt sich diese ungleichmässige Vertheilung der Gewebepannung sehr deutlich zeigen, und ich will diese daher hier näher untersuchen. Hierzu braucht man nur die Mittelrippe von den Seitennerven und dem Mesophyll der Spreite zu befreien, es gleichen sich dann zwar nicht die Spannungen, aber doch die Unterschiede der Spannungen auf den verschiedenen Seiten, wenigstens der Hauptsache nach aus.

Isolirt man eine kräftig entwickelte Rippe aus einem noch stark wachsenden Blatte, so biegt sie sich gewöhnlich mit der morpholo-

1) Einzelne Beispiele bei Sachs, Experimentalphysiologie S. 466; Hofmeister, Pflanzenzelle, S. 285 u. s. w.

2) Sachs, l. c. S. 97.

gischen Unterseite concav. Dieses Verhältniss ist bei den Blättern, deren Rippen deutlich von dem Mesophyll differenzirt sind, ein sehr allgemein verbreitetes; ich untersuchte nahe an zweihundert Arten aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Gefässpflanzen hierauf, und fand nur einzelne Ausnahmen, auf welche ich weiter unten zurückkommen werde.

Am besten führt man die Untersuchung so aus, dass man die ganze Rippe oder einen Theil derselben mit einem scharfen Messer von dem Mesophyll so weit lostrennt, dass sie nur noch mit dem unteren Ende dem Blatte angeheftet bleibt; man isolire die Spitze aber nicht mit, damit durch diese die beiden Hälften der Spreite verbunden bleiben. Hält man jetzt das Blatt in passender Lage gegen den Horizont, so behält die Spreite nahezu ihre ursprüngliche Form, die Rippe aber krümmt sich mit der Unterseite concav. Diese Krümmung ist je nach der Species eine verschieden starke; Beispiele sehr starker Krümmungen lieferten mir u. A. Asarum europaeum (wo ich Krümmungen von 2 Cm. Radius beobachtete) und Veratrum nigrum; Beispiele sehr schwacher Krümmungen Silene swertiaefolia u. A.; bei sehr vielen Arten ist die Krümmung (bei einem gewissen Alter) an der Spitze stärker als an der Basis, z. B. Lythrum Salicaria, Rumex domesticus.

Diese Krümmungen und die sie verursachenden Spannungen sind nicht in jedem Alter gleich stark. Anfangs sind sie gar nicht vorhanden, nehmen dann mit zunehmendem Alter zu, erreichen ihr Maximum wenn das Blatt nahezu seine definitive Grösse erreicht hat, und nehmen später wieder allmählig ab. Beim Aufhören des Wachsthums hören diese Spannungen natürlich auf. Sehr deutliche Beispiele liefern hierfür u. A. Clematis integrifolia und Sorbus alpina. Bei vielen Blättern, zumal bei denjenigen, wo die Mittelrippe im ausgewachsenen Blatte unten sehr kräftig, am oberen Ende aber ziemlich dünn ist, ist die Abhängigkeit der Spannung von dem Alter etwas verschieden. Während sie zuerst auf der ganzen Länge gleichmässig entsteht und zunimmt, bleibt sie nach dem Erreichen ihres Maximums nicht mehr gleichmässig, sondern hört zuerst an der Basis des Blattes auf; später wird die krümmungsfähige Strecke immer kleiner, indem sie immer den oberen Theil des Blattes einnimmt, dabei werden die beim Isoliren entstehenden Krümmungen immer geringer, bis endlich die ganze Rippe starr geworden ist. Der Uebergang aus dem gespannten in den spannungslosen Zustand schreitet also von der Basis allmählig bis an die Spitze heran. Diese Regel gilt zunächst nur für Blätter mit basifugalem Wachsthum, ein gutes Beispiel liefert Inula bifrons.

Das Verhalten derjenigen Blätter, bei denen die morphologische Unterseite die Lichtseite bildet, kenne ich leider nur aus Beobachtungen an Arten aus der Gattung Alstroemeria. Die Blätter dieser Gattung drehen sich nach dem Austreten aus dem Knospenzustande an ihrer schmalen Basis so um ihre Achse, dass der grössere Theil der Spreite um 180° gedreht wird, wodurch also in den erwachsenen Blättern die Unterseite nach oben schaut. Diese letztere Seite ist, physiologisch und anatomisch betrachtet, die Lichtseite des Blattes. Bei allen von mir untersuchten Arten dieser Gattung (A. aurantiaca, A. Ehrenbaulti, A. haemantha und A. psittacina) zeigte sich, dass die Mittelrippe sich nach dem Isoliren auf der Lichtseite, d. i. also auf der morphologischen Unterseite concav krümmte, vorausgesetzt, dass die Blätter in dem geeigneten Altersstadium untersucht wurden.

Mit den bisher besprochenen Krümmungen, welche bei dem Isoliren der Rippe in einer auf die Blattfläche senkrechten Ebene erfolgen, sind bei vielen Arten solche verbunden, die in einer anderen Ebene stattfinden. Die Rippe biegt sich in diesen Fällen zwar nach unten, krümmt sich aber so, dass eine Seitenkante concav, und also die andere convex wird. Es kann hierbei die Krümmungsebene sich, je nach den Arten, mehr oder weniger der Medianebene des Blattes nähern. Beispiele, wo diese schiefen Krümmungen sehr deutlich sind, lieferten mir u. m. A. Beta trigyna, Hydrangea arborescens, Ulmus campestris. Bei den Einzelblättchen zusammengesetzter Blätter findet man, wo die Krümmungen in schiefer Ebene stattfinden, gewöhnlich eine bestimmte Beziehung zwischen der Richtung dieser Ebene und die Orientirung des Blattes. So ist z. B. bei Staphylea pinnata die convexe Seite der isolirten Rippen der Seitenblättchen immer gegen die Spitze des Blattes gerichtet, während die Rippe des Endblättchens sich in der Medianebene krümmt. Bei S. trifolia ist es hingegen die concave Seite der isolirten Rippen der Seitenblättchen, welche nach der Spitze des ganzen Blattes hinschaut.

Bei denjenigen Blättern, deren Rippe nur wenig von dem Mesophyll differenzirt ist, oder bei denen der Nerv sogar allseitig von dem Parenchym umgeben ist, sind Spannungen der hier behandelten Art nicht vorhanden, und werden also bei dem Isoliren der Rippen keine Krümmungen beobachtet. So bei manchen Gräsern, bei der Gattung Sedum und andern Crassulaceen, bei vielen Arten der Gattung Saxifraga u. a. m.

Bei den meisten Coniferen sind bekanntlich die Nerven der Blät-

ter ganz von dem Parenchym umgeben, an den hier stattfindenden Spannungen sind also wahrscheinlich noch andere Gewebepartien der Blätter activ betheiligt als die Nerven. Ein sehr deutliches Beispiel der Gewebespannungen der Blätter dieser Gruppe liefert Pinus Nordmanniana. Als ich noch wachsende Blätter dieser Art durch zwei der Medianebene parallele Schnitte in drei gleiche Theile theilte, diese aber an der Basis des Blattes in Verbindung liess, so klaffte der mittlere Streifen nach oben, wobei seine Oberseite ziemlich stark concav wurde, während die beiden seitlichen Streifen ihre Unterseite concav krümmten, wenn auch ihre Krümmung weniger stark war als die des mittleren Streifens. Auch bei andern Arten beobachtete ich dieses Verhältniss, obgleich weniger ausgeprägt. z. B. Pinus Pinsapo, Abies firma. Noch andere Coniferen mit flachen Blättern zeigten mir aber keine derartige Spannungserscheinungen.

Die Ausnahmen von der anfangs erwähnten Regel, dass bei Blättern mit deutlich differenzirten Rippen, diese letzteren sich beim Isoliren mit der Unterseite concav krümmen, lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen.

Die eine Gruppe bilden diejenigen Pflanzen, deren Blätter normal entweder gar keine Spannung besitzen, oder deren Rippen bei dem Isoliren sich mit der Oberseite concav krümmen. Es sind mir nur wenige Arten bekannt, welche dieses Verhältniss zeigen, darunter gehören z. B. Lonicera pyrenaica und L. Ledebouri (letztere hat aber diese Eigenschaft nicht in allen Blättern). Bei Vitis vinifera beobachtete ich meist auch, dass die Rippen beim Isoliren ihre Oberseite concav krümmen, jedoch fand ich nich selten, dass in der Spitze des Blattes das umgekehrte stattfand, ja öfters klafft die untere Hälfte nach vorne concav, während der obere Theil sich nach hinten concav krümmt.

Die andere Gruppe bilden die kaputzenförmigen Blätter mit convexer Oberseite, welche man bisweilen unter den normalen Blättern an den verschiedensten Arten beobachtet. Die Ursache dieser Form liegt in dem relativ zu geringen Wachthume des Umfangs des Blattes, und dem relativ zu starken der in der Mitte gelegenen Theile, wie leicht aus einer Zerlegung des Blattes hervorgeht. Wodurch diese abnormale Verhältniss des Wachtshums der verschiedenen Theile in jedem einzelnen Falle entsteht, muss hier einstweilen unentschieden bleiben, in einigen Fällen kam es mir vor, als ob ein theilweises Erfrieren des Gewebes am Rande die Ursache war. Bei etiolirten Pflanzen ist die Kaputzenform der Blätter nicht selten; hier ist es das verminderte Wachsthum des Mesophylls und das

gesteigerte der Nerven, welches die Form herbeiführt. Bei den von mir untersuchten kaputzenförmigen Blättern klaffen die stärkeren Rippen immer nach oben, wobei sie öfters gerade werden, öfters sogar ihre Oberseite concav biegen. So z. B. bei Menispermum dahuricum, M. canadense, Tilia grandifolia und T. rubra. Bei den kaputzenförmigen Blättern von Lonicera pyrenaica klafft die isolirte Rippe stärker aufwärts als bei den gewöhnlichen Blättern dieser Art.

Dass die Thatsache, dass die Oberseite der Rippe in diesen Blättern eine stärkere Spannung besitzt als die Unterseite mit ihrer Form ursächlich samenhängt, lässt sich unschwer nachweisen. Man braucht dazu einfach ein noch wachsendes kaputzenförmiges Blatt an der Pflanze selbst so umzukehren, dass die vorher convexe Oberseite concav wird. Isolirt man an einem solchen Blatte die Rippe nach ein oder zwei Tagen, so klafft sie nach unten, und wird meist grade, bisweilen auch auf der Unterseite concav. Sehr deutlich sah ich dieses bei Menispermum dahuricum. Man kann auch bei Blättern, deren Oberseite von Natur concav ist, dadurch, dass man diese zur convexen Seite macht, eine nach vorn concave Krümmung der Rippe herbeiführen, wenn letztere nach ein oder zwei Tagen isolirt wird. So bei Menispermum-Arten, Aristolochia Sipho. Auch bei Clematis integrifolia, deren junge Blätter in normalem Zustande alle die Oberseite concav haben, und die isolirte Rippe stark nach hinten concav biegen, gelang es mir durch Umkehrung der Blätter zu verursachen, dass die Rippe beim Isoliren ihre Oberseite concav krümmte.

Nach diesen Untersuchungen darf man es als ziemlich allgemeine, wenn auch nicht ausnahmslose Regel betrachten, dass die kräftig entwickelten Rippen noch wachsender Blätter sich bei dem Isoliren nach hinten concav krümmen. In solchen Blättern strebt also die Rippe immer diese Krümmung anzunehmen, wird aber daran durch die Spreite gehindert. Es leuchtet ein, dass die Ursache dieser Spannung ein stärkeres Wachsthum der Rippen auf ihrer Oberseite als auf ihrer Unterseite ist.

Methode der Untersuchungen.

Ehe ich dazu übergehe meine Versuche und deren Resultate aufzuführen, will ich eine ausführliche Beschreibung der von mir benutzten Methode liefern.

Hauptzweck bei sämmtlichen Untersuchungen war es, die Ver-

suchsgegenstände so einfach als möglich zu wählen, und sie jedesmal unter solche Umstände zu bringen, dass von den in der Natur auf sie einwirkenden Ursachen so viele wie nur möglich ausgeschlossen waren, die übrigen aber theilweise in ihrer Wirkung schon im Voraus bekannt, theilweise mit diesen so combinirt, dass aus der Vergleichung je zweier Versuchsgegenstände ihre Wirkung erschlossen werden konnte. Zu jedem einzelnen Versuch wurden also zwei völlig gleiche Objecte benutzt, auf welche die zu untersuchende Ursache in entgegengesetzter Weise einwirkte; der Unterschied der von beiden ausgeführten Bewegungen konnte dann als Folge dieser Ursache betrachtet werden. In einigen kleineren Versuchsreihen wurde, je nach Umständen, eine Vereinfachung dieser Methode vorgenommen, auf welche ich erst bei der Beschreibung jener Versuche eingehen werde. Um das Speciellere der Methode geläufiger auseinander setzen zu können, halte ich bei der Beschreibung nur den einen Fall im Auge, wo es sich darum handelt, die Wirkung der Schwere auf die Blätter zu untersuchen; die für die Versuche über Heliotropismus, oder für diejenigen mit Stengelorganen stattfindenden Abänderungen werde ich gelegentlich der Behandlung dieser mittheilen.

Ich benutzte stets Blattstiele ohne Spreite, oder Blattrippen an denen die Seitenrippen und das Mesophyll entfernt worden waren. Von den Blattrippen wurde immer der dritte Theil an der Spitze entfernt, weil dieser, wie vorher gezeigt wurde, sich beim Isoliren meistens stark krümmt, und also unbequem für die Untersuchung ist. Die so vorbereiteten Objecte wurden in einen grossen völlig dunklen Zinkkasten, dessen Boden mit feuchtem Sand bedeckt war, und dessen Raum also immer sehr feucht war, horizontal so befestigt, dass das untere Ende in den dazu an den Wänden höher liegenden Sand hineingesteckt wurde, und das Uebrige frei hervorragte, ohne den Sand des Bodens zu berühren. In jedem Versuche dauert der Aufenthalt in diesem dunklen Raum 21—24 Stunden.

Durch diese Einrichtung der Versuche werden die Wachsthumsbedingungen andere als sie an der Pflanze in der freien Natur sind. Die feuchte Luft bringt die Organe in starke Turgescenz, die Dunkelheit macht sie etioliren, die Entfernung der Spreite befreit die Rippen von den durch diese hervorgerufenen Spannungen und die Blattstiele von der zu tragenden Last, während sie vielleicht in einigen Fällen die Ernährung beeinträchtigt. Auch die Trennung des Organs von der Pflanze muss schädlich auf die Ernährung wirken. Auf den Einfluss, welchen die Anwesenheit oder Abwesen-

heit der Spreite auf die Krümmungen ausübt, werde ich später noch zurückkommen. Ueber den Einfluss der Turgescenz und der Dunkelheit habe ich einige Versuche mit vertikalen Sprossen angestellt, da für ihr Studium die Wahl des Materials gleichgiltig ist, und gefunden, dass beide sowohl das Wachstthum als die Schnelligkeit der Krümmung fördern, dass aber diese Förderung eine so geringe ist, dass sie meistens schon durch einen Temperaturunterschied von 1—2° C. (bei einer Temperatur von 20—25° C.) aufgehoben oder umgekehrt werden kann. Bei der Betrachtung der Resultate der Hauptversuchsreihen braucht man also nicht weiter Rücksicht auf diese beiden Umstände zu nehmen. Was auch immerhin der Einfluss aller genannten Umstände sein möge, in denen die Versuchsgegenstände von den in der freien Natur wachsenden abweichen, immer waren sie für die verschiedenen Exemplare eines und desselben Versuches völlig gleich, und somit beeinträchtigen sie die Vergleichbarkeit dieser Exemplare in keiner Beziehung.

Zu jedem einzelnen Versuch wurden zwei Blattstiele (resp. Blattrippen) einer Art benutzt, welche einander so genau wie möglich gleich waren, und der eine mit der morphologischen Oberseite nach oben, der andere mit dieser Seite nach unten horizontal hingelegt. Erfordernisse der Gleichheit sind gleiche Grösse aller Theile des Blattes, gleiche natürliche Richtung der beiden Blätter in Beziehung zum Horizont, gleiches Alter, und gleiches Wachsthum. Nur wenn diese Erfordernisse erfüllt sind, kann man aus der Vergleichung der Krümmung beider Objecte einen Schluss ziehen. An die nähere Erörterung dieser Bedingungen der Vergleichbarkeit lässt sich die Besprechung einiger zur genaueren Orientirung über die Hauptfrage nothwendigen Verhältnisse von selbst anreihen.

Die gleiche Grösse zweier zu vergleichender Blätter in allen Theilen und die annähernd gleiche Alterstufe sind die Merkmale, nach denen man die zu benutzenden Exemplare aus der Masse des Materials heraussuchen kann. Um gleichaltrige Exemplare zu erhalten, kann man sich u. a. zu opponirten Blättern wenden, doch nur wenn diese eine gleiche Neigung zum Horizont besitzen, da sie sonst ungleichmässig entwickelt sind, wie diess von Wiesner[1]) angegeben worden ist, und wie ich vielfach die Gelegenheit hatte zu bestätigen. Aus derselben Ursache ist es auch besser im Allgemeinen

1) Wiesner, Beobachtungen üb. d. Einfl. d. Erdschwere auf Grössen- u. Formverhältnisse d. Blätter, Sitzungsber. d. k. Acad. d. Wiss. Wien LVIII. Nov. 1868.

Blätter mit gleicher Richtung auszuwählen, weil sonst die Aussicht, dass sie sich gleich verhalten werden, nur eine geringe ist.

Das Alter hat auf die geotropischen Krümmungen einen ziemlich grossen Einfluss. Während bei den meisten Blattstielen und Blattrippen die Fähigkeit sich unter dem Einfluss der Schwere zu krümmen, bei ihrem Auftreten gleichmässig über das ganze Organ vertheilt ist, sondert sich später in vielen Fällen eine stark krümmungsfähige Stelle von dem dieser Bewegung weniger fähigen Theile ab. Diese Stelle befindet sich, bei den basifugal wachsenden Blättern anfangs am Grunde des Organs, und steigt wie das Maximum des Wachsthums, selbst an diesem hinauf bis sie den Gipfel erreicht und so die Krümmungsfähigkeit erlischt. Sehr deutlich überzeugt man sich u. a. hiervon, wenn man die Blattstiele eines Sprosses von Delphinium (ich untersuchte D. elatum) von ihren Spreiten und dem Sprosse trennt, und sie horizontal in dem dunklen feuchten Raum so befestigt, wie dieses oben angegeben ist. Sowohl wenn bei allen die morphologische Oberseite nach oben gewendet ist, als wenn diese Seite bei allen nach unten schaut, sieht man am Ende des Versuchs (also nach 24 Stunden) die jüngeren in ihrer ganzen Länge gekrümmt, die nächstälteren nur an einer Stelle, welche dem Gipfel der Blattstiele desto näher liegt, je älter dieser ist, bis die ältesten sich gar nicht mehr gekrümmt haben. Gleichaltrige Organe sollen sich also in dem Versuche an der nämlichen Stelle krümmen.

Es ist hier der Ort, über die Art der auftretenden Krümmungen und die Messung derselben einiges mitzutheilen. Der gekrümmte Theil ist zwar, mathematisch betrachtet, kein Kreisbogen, doch in weitaus den meisten Fällen kann man ihn ohne erheblichen Fehler als einen solchen betrachten. Es wird demnach die Krümmung durch den Krümmungsradius gemessen, das ist also durch den Radius des Kreisbogens, welchen der gekrümmte Theil bildet. Die in Graden ausgedrückte Grösse des Bogens hängt nur von diesem Radius und von der Länge des krümmungsfähigen Theiles ab, für eine anschauliche Vergleichung der Krümmungen hat sie also keinen Werth. Die Grösse des krümmungsfähigen Theiles ist bei verschiedenen Arten eine sehr verschiedene, und meistens ist die Krümmung desto stärker, der Krümmungsradius also desto kleiner, als dieser Theil selbst kleiner ist. Zum Bestimmen des Krümmungsradius benutzte ich einen mit concentrischen Kreisen ausgestatteten Carton; die Radien der Kreise hatten die Längen von 1, 2, 3 u. s. w. bis zu 25 Cm., von zehn zu zehn Grad waren, der Uebersichtlichkeit wegen, radiale Linien gezogen. Krümmungen von mehr als 25 Cm. Radius wurden

als gerade betrachtet, da ihre genauere Messung zum Theil unmöglich, zum Theil nutzlos ist. Durch Anpassen des gekrümmten Theiles auf die einzelnen Kreise suchte ich jenen heraus mit dem die zu messende Krümmung übereinstimmte; der Radius jenes Kreises war der gesuchte Krümmungsradius. Die beobachtete Grösse des Bogens betrug in weitaus den meisten Fällen nicht 90°. 1)

Eine Hauptsache bei derartigen vergleichenden Untersuchungen ist es, dass man die Grösse des Wachtsthums während des Versuchs bestimmt, um einerseits zu wissen, ob überhaupt Wachsthum stattgefunden hat, und um andererseits zu controliren, ob beide zu vergleichende Exemplare gleichviel gewachsen sind, denn von dem Wachtsthum hängt es ab, ob überhaupt eine Krümmung stattfinden wird, und wie stärk diese sein wird. Nur wenn dass Wachsthum beider Exemplare gleich stark war, können die Krümmungen unter sich verglichen werden. Alle Versuche, in denen kein gleiches Wachsthum stattfand, sind als ungiltig zu betrachten, und deshalb zu verwerfen; Ausnahme hiervon machen nur diejenigen Versuche, in denen das am stärksten gekrümmte Exemplar am wenigsten gewachsen war. In diesen würde der Unterschied der Krümmungen in dem nämlichen Sinne (und etwas grösser) ausgefallen sein, wenn beide Exemplare gleichviel gewachsen wären, man kann also auch diesen eine Beweiskraft zusprechen. Wo das am stärksten gekrümmte Exemplar am raschesten gewachsen war, kann die stärkere Krümmung stets als eine Folge des stärkeren Wachsthums betrachtet werden, solche Versuche lehren also nichts über die Wirkung der untersuchten Kraft.

---

1) Die hier beschriebene Methode giebt ein anschaulicheres Bild von den beobachteten Krümmungen, als die bis jetzt allgemein befolgte, welche die in Graden ausgedrückte Grösse des Bogens in den Tabellen verzeichnete. Es leuchtet ein, dass ein Organ um so stärker gebogen ist, je kleiner der Krümmungsradius des von ihm gebildeten Bogens; umgekehrt kann man in den Tabellen aus einem kleineren Krümmungsradius immer ohne Weiteres auf eine stärkere Krümmung schliessen. Ist aber die Grösse des Bogens in Graden angegeben, so muss auch die Länge des gekrümmten Theiles bekannt sein, um eine Vergleichung zu gestatten. Man könnte zwar, in dieser Methode, entweder die Länge des Organs oder die Grösse des Bogens für alle zu vergleichenden Fälle gleich gross nehmen, würde dann aber doch nicht ein so anschauliches Bild von den Krümmungen bekommen, als durch die einfache Angabe des Krümmungsradius.

Den einfachen, oben beschriebenen Apparat könnte man Cyclometer nennen.

Um das Wachsthum zu bestimmen, trug ich mit Tusche vor Anfang jedes Versuchs zwei Marken auf das Organ auf, und wählte die Stelle dazu so, dass der muthmaasslich krümmungsfähige Theil zwischen beiden lag, ohne übrigens ihren Abstand grösser zu machen als dieses dazu nöthig war. Bei je zwei zu vergleichenden Exemplaren hatten die Marken eine correspondirende Lage, wodurch sie einen correspondirenden und annähernd gleich grossen Theil des Organes umschlossen. Vor Anfang des Versuchs, und an dessen Ende wurde der Abstand beider Marken an den dazu grade gebogenen Objecten gemessen, die Differenz beider Messungen gab den Zuwachs während des Versuchs.Die Messungen konnten auf 0,5 Mm.genau ausgeführt werden; der Unterschied der Zuwachse zweier zu vergleichenden Exemplare dürfte also nicht 1,0 Mm. erreichen, sonst wurde der Versuch als ungiltig betrachtet. Ausnahme hiervon machten nur diejenigen Versuche, wo das am stärksten gekrümmte Exemplar am wenigsten gewachsen war; hier dürfte, wie schon bemerkt, der Unterschied etwas grösser sein, jedoch nicht soviel, dass dadurch die Vergleichbarkeit der beiden Exemplare als unvollständig erschien. Die Marken wurden fast immer auf die morphologische Oberseite, selten auf eine Seitenkante, oder auf die Unterseite aufgetragen.

Etwaige Krümmungen, welche im Anfang eines Versuchs, zumal bei Blattrippen, bisweilen dadurch entstehen, dass die Erhöhung der Turgescenz nicht auf allen Seiten gleich rasch vor sich geht, oder Krümmungen, welche nicht mit Längenzunahme, zuweilen sogar mit Verkürzung, und mit Erschlaffung verbunden sind, müssen natürlich ausser Betracht gelassen werden.

Ueber die Methode habe ich noch zu bemerken, dass die zu benutzenden Objecte so viel wie möglich in geraden Exemplaren ausgewählt werden, und dass wo dieses nicht thunlich war, die Anfangskrümmung stets in den Tabellen verzeichnet wurde.

Geotropismus, Epinastie, Hyponastie.

Zwei Ursachen, deren jede für sich eine Krümmung in dem untersuchten Organ veranlassen kann, sind aus keinem Versuche auszuschliessen, und ich werde diese deshalb zuerst der Untersuchung unterwerfen. Es sind diess der Einfluss der Schwere, und ein etwaiger Unterschied in der Wachsthumsfähigkeit der morphologisch verschiedenen Seiten, also hauptsächlich der Oberseite und der Unterseite. Die Frage, um welche es sich hier handelt, kann

also so gefasst werden: krümmen sich Blattstiele und Mittelrippen unter dem Einfluss der Schwere aufwärts, wenn sie horizontal hingelegt werden, und welchen Einfluss hat es hierauf, ob die morphologische Oberseite dabei oben oder unten liegt.

Im Folgenden will ich diejenige Lage der Organe, wo ihre morphologische Oberseite oben liegt, die normale, diejenige wo diese Seite unten liegt, die inverse nennen.

Die befolgte Methode ist, wie ich schon erwähnte, genau die in der vorhergehenden Abtheilung beschriebene. Meine Versuche enthält die hier folgende Tabelle. Für jeden einzelnen Versuch dienten zwei Exemplare, das normale und das inverse. An diesen wurde bestimmt, 1) die Länge des ganzen, welche für beide die nämliche was (2. Spalte), 2) die im Anfung des Versuchs schon vorhandene Krümmung wenn etwa eine solche da war (3. und 4. Spalte); die am Ende des Versuchs beobachteten Krümmungen (5. und 6. Spalte) und das Wachsthum während des Versuchs. In der letzten Spalte ist angegeben, in welchem Theile der benutzten Organe die Krümmung stattgefunden hatte. In den Doppelspalten der Anfangskrümmung, der am Ende des Versuchs beobachteten Krümmung und des Wachsthums enthalten die einzelnen Spalten A die Zahlen, welche die an den normalen Exemplaren beobachteten Werthe angeben, in den Spalten B sind die Zahlen verzeichnet, welche durch die inversen Exemplare geliefert worden sind. Die Zahlen der 3. bis 7. Spalten sind die in Centimetern ausgedrückten Krümmungsradien; diese sind positiv wenn die Krümmung concav nach oben war, negativ wenn sie concav nach unten war. Als Wachsthum ist der direkt durch die Differenz des Abstandes der Marken, vor und am Ende des Versuchs gegebene absolute Zuwachs angegeben und in Millimetern ausgedrückt. Die Reihenfolge der Versuche ist der Uebersichtlichkeit halber so gewählt. Die zu den Versuchen benutzten Exemplare befanden sich alle in dem Altersstadium, das dem Ende des Wachsthums zunächst vorangeht, also die Blattrippe in jenem Stadium, in welchem ich die vorher behandelte Spannung zwischen Rippe und Spreite beobachtete, und zwar war die Krümmung bei der Isolirung meistens nur an der Spitze stark, in den untern zwei Dritteln der Rippe nicht oder kaum bemerklich. Wollte man jüngere Stadien nehmen, so würde die Krümmung der Rippe beim Isoliren vielfach die Resultate des Versuchs verundeutlichen.

In der Tabelle führe ich für jede Species nur einen Versuch an, für die meisten Species habe ich deren zwei bis drei gemacht, in

denen das Hauptresultat das nämliche, wenn auch die Grösse der beobachteten Krümmungen eine verschiedene war.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm.					Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils.
		beim anfang.		am Ende.						
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
I. Reihe. Epinastie schwächer als Geotropismus. A. Blattstiele.										
Aquilegia speciosa	5.5	—	—	12	4	—8	2.0	2.0	0	3 Cm. lange Strecke der Mitte.
Delphinium elatum	10.5	—	—	8	4	—4	4.0	3.5	—0.5	5 Cm. lange Strecke der Mitte.
Petasites alba	24	—	24	12	8	—4	3.5	2.0	—1.5	3 Cm. lange Strecke des unteren Theils.
Tiarella cordifolia	7.5	—	—	10	5	—5	1.0	1.0	0	3 Cm. lange Strecke des mittl. Theils.
Fragaria collina	4.5	20	—10	3	2	—1	2.5	3.0	0.5	Untere Hälfte.
Calla palustris	10.5	—	—	3	2	—1	4.0	4.5	0.5	Ganz.
B. Allgemeine Blattstiele gefiederter Blätter.										
Clematis recta	6	—	—	11	5	—6	1.5	1.0	—0.5	Ganz.
Sambucus nigra	3	—	—	5	4	—1	0.5	1.0	0.5	„
Spiraea sorbifolia	7	—	—	15	2.5	—12.5	3.0	2.0	—1.0	Untere Hälfte.
Valeriana Phu	7	—	—	9	6	—3	2.5	1.0	—1.5	Obere Hälfte.
Spiraea Ulmaria	24	—	—	7	5	—2	3.5	3.5	0	6 Cm. lange Strecke der Mitte.
Juglans regia	20	—	—	12	4.5	—7.5	1.5	1.5	0	5 Cm. lange Strecke des oberen Theils.
C. Seitenblattstiele doppoltgefiederter Blätter.										
Levisticum officinale	13	—	—	8	7	—1	2.5	1.0	—1.5	Ganz.
Cimicifuga racemosa	13	—	—	12	5	—7	2.5	3.0	0.5	Obere Hälfte.
D. Blattrippen, welche durch das Mesophyll gespannt waren. [1]										
Inula bifrons	18	—	—	18	9	—9	2.5	1.5	—1.0	7 Cm. lange Strecke des unteren Theils.
Rumex Patientia	32	—	—	12	8	—6	4.5	4.0	—0.5	Untere Hälfte.
Scrophularia nodosa	4	7	—12	5	3	—2	2.0	0.5	—1.5	„ „
Silene swertiaefolia	3.8	—	—	1.5	1	—0.5	2.0	1.5	—0.5	„ „
Ulmus campestris	8	—	—	7	3	—4	2.5	2.0	—0.5	„ „

1) Die Spannung war meist nur noch in den Spitzen, welche nicht mit dem Versuche benutzt wurden, sichtbar.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Cm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils.
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
E. Blattrippen ohne Spannung durch das Mesophyll.										
Sedum purpurascens	4.8	—	—	25	2	—23	1.5	1.5	0	Untere Hälfte.
II. Reihe. Epinastie gleich oder grösser als Geotropismus.										
A. Blattstiele.										
Acer Opalus	2	—	—	—	7		1.0	1.0	0	Ganz.
Acer Pseudoplatanus	3	—	—	—4	3	—1	1.0	1.0	0	„
Macleya cordata	7	—	—	—	9		1.0	1.0	0	„
B. Allgemeine Blattstiele gefiederter Blätter.										
Orobus laevigatus	15	—	—	—	16		3.5	3.0	—0.5	Ganz.
Rubus Idaeus	15	—	—	—	5		1.0	1.0	0	Obere Hälfte.
Cystopteris alpina	23	—	—	—	2		3.0	2.5	—0.5	3 Cm. lange Strecke unter dem aufgerollten Ende.
Sambucus nigra	10	—	—	—	5.5		1.0	1.0	0	2.5 Cm. lange Strecke des unteren Theils.
C. Seitenblattstiele doppeltgefiederter Blätter.										
Aralia spinosa	135	—16	16	—10	5	—5	3.0	2.5	—0.5	Ganz.
Archangelica sativa	10	—	—	—20	9	—11	1.5	1.5	0	„
Levisticum officinale	7	—	—	—	9		2.0	1.5	—0.5	„
D. Mittelrippen, welche durch das Mesophyll gespannt waren. [1]										
Stachys lanata	5.5	—	—	—3	2	—1	1.5	1.0	—0.5	Obere Hälfte.
Saxifraga cordifolia	16	—	—	—	12		1.5	1.0	—0.5	Untere Hälfte.
Scrophularia nodosa	10	—	—	—	4.5		1.0	0.5	—0.5	„ „
Tilia grandifolia	8	—	—6	—14	9	—6	1.5	1.5	0	„ „
III. Reihe. Keine epinastische Differenz.										
Menyanthes trifoliata	10	—	—	5.5	5.5	0	2.0	1.5	—0.5	Ganze Blattstiele.

In den, in die erste Reihe zusammengebrachten Versuchen hatten sich alle Exemplare aufwärts gekrümmt; diese Krümmung war immer stärker wenn die Oberseite unten lag, als im umgekehrten Fall. In den Versuchen der zweiten Reihe haben die normalen Exemplare

1) Die Spannung war meist nur noch in den Spitzen, welche nicht mit zu dem Versuche benutzt wurden, sichtbar.

sich entweder gar nicht, oder abwärts gekrümmt; die inversen krümmten sich aufwärts; ihre Krümmung war aber bei jeder Species stärker als die der abwärts gekrümmten Exemplare der nämlichen Art. In dem Versuche der dritten Reihe krümmte sich das normale Exemplar eben so stark aufwärts als das inverse.

Sieht man einstweilen von diesem letzten Versuche ab, so ist die einfachste Erklärung der gefundenen Thatsachen, die Annahme dass

1) die Blattstiele und Blattrippen negativ geotropisch sind,

2) in den Blattstielen und Blattrippen die morphologische Oberseite eine stärkere Wachsthumsfähigkeit besitzt als die Unterseite.

Der zweiten Annahme zufolge muss also das Gewebe der Oberseite unter völlig gleichen Umständen, also wenn alle äusseren Umstände allseitig gleichmässig einwirken, stärker in die Länge wachsen, als das der Unterseite, eben so wie in vertikalen Stengeln das Mark rascher wächst als die Rinde.

Schimper [1]) nannte horizontale oder schiefe Pflanzenorgane, deren Oberseite stärker in die Dicke wächst als ihre Unterseite: Epinastische, und man kann die Bedeutung dieses Wortes meiner Ansicht nach auf solche Organe ausdehnen, deren Oberseite stärker in die Länge wächst als ihre Unterseite. Ich will deshalb im Folgenden, zweite, vorläufig noch unerwiesene Eigenschaft der Blätter Epinastie, etwaige nur diese veranlasste Krümmungen epinastische Krümmungen, und den Unterschied der Wachsthumsfähigkeit beider Seiten die epinastische Differenz nennen. [2])

Wo in den in der Tabelle erzeichneten Versuchen die Oberseite unten lag, bewirkten diesen beiden Annahmen nach, der Geotropismus und die Epinastie jede für sich eine Aufwärtskrümmung, und ihre Wirkung summirte sich also; wo die Oberseite oben lag wirkten diese beiden Ursachen einander entgegen, da die zweite eine Abwärtskrümmung hervorzurufen suchte. Dementsprechend haben sich alle inversen Exemplare aufwärts gekrümmt; bei den normalen wurde das Entstehen und die Richtung der entstehenden Krümmung durch das Verhältniss beider Ursachen bestimmt. Wo der Geotropismus stärker wirkte als die Epinastie musste eine Auf-

---

1) Amtl. Bericht. Naturforschervers. in Göttingen 1854. S. 87; citirt bei Hofmeister, Allg. Morphol. d. Gewächse. S. 604.

2) Wenn die epinastischen, und die später zu erwähnenden hyponastischen Krümmungen, die ihnen entgegenwirkenden Krümmungsurachen überwinden, so entstehen in der freien Natur die Nutationen der Blätter; statt vieler Beispiele sei nur das eine der Farnkräuter genannt, bei denen die Einrollung der Blätter durch Hyponastie, die spätere Entrollung durch Epinastie verursacht wird.

wärtskrümmung eintreten, die aber geringer war als jene der inversen Exemplare; hierher gehören also die Versuche der ersten Reihe der Tabelle. Wo der Geotropismus der epinastischen Differenz gleich war fand gar keine Krümmung statt, und wo der Geotropismus kleiner war als diese Differenz, musste eine Abwärtskrümmung erfolgen, wie dieses auch in den Versuchen der zweiten Reihe ersichtlich ist.

Einige Arten (Sambucus, Levisticum, Scrophularia) sind sowohl in der ersten Reihe als in der zweiten verzeichnet. Dieses deutet darauf hin, dass das Verhältniss zwischen Geotropismus und epinastischer Differenz nicht ein für jede Art bestimmtes, sondern von anderen Umständen (zumal vom Alter) abhangendes ist.

Bei dem Versuche mit Menyanthes (III. Reihe) war offenbar keine Epinastie vorhanden. Die Blattstiele dieser Pflanze sind aber, morphologisch betrachtet, keine bilateralen Gebilde; wenn die Scheide und der Anheftungspunkt der Blättchen entfernt sind, kann man an ihnen äusserlich die Oberseite nicht mehr von der Unterseite unterscheiden. Die übrigen untersuchten Pflanzentheile sind alle mehr oder weniger ausgeprägt bilateralsymmetrisch; es gilt also die zweite Annahme nur für die bilateral-symmetrischen Blattstiele und Blattrippen.

Es ist nun nicht schwer den Beweis zu liefern, dass die beiden bis jetzt nur zur Erklärung aufgestellten Hypothesen wahr sind. Man braucht dazu einfach die beiden krümmenden Ursachen auf eine andere Art zu combiniren. Dieses erreicht man z. B. dadurch, dass man die Blattstiele und Rippen horizontal auf die Seite legt, so dass also beim Anfang des Versuchs ihre Medianebene horizontal liegt. Unter diesen Umständen wird der Geotropismus eine Aufwärtskrümmung in vertikaler Ebene hervorzurufen suchen, die Epinastie aber eine Krümmung in horizontaler Ebene. Die Resultirende wird eine Krümmung in schiefer Ebene sein, bei welcher die convexe Seite von der Grenzlinie zwischen der morphologischen Oberseite und derjenigen Seite, welche beim Anfang des Versuchs nach unten schaute, gebildet werden wird. Der Winkel, den die schiefe Ebene mit der Vertikalen macht, wird durch die relative Intensität beider componirenden Ursachen bestimmt.

Die Resultat der von mir hierüber angestellten Versuche entsprechen diesen Forderungen auf das Genaueste, wie die folgende Tabelle zeigt. In dieser enthält die dritte Spalte den Winkel, den die Krümmungsebene am Ende des Versuchs mit der Vertikale bildet. Je kleiner dieser Winkel, je grösser die Intensität des Geotropismus im Verhältniss zu der epinastischen Differenz. Die fünfte Spalte

enthält die Radien der Krümmungen, welche die Versuchsobjecte am Ende des Versuchs in der Krümmungsebene besassen; es sind also in der Tabelle keineswegs die geotropischen Krümmungen, von den epinastischen getrennt, wie dieses etwa durch Projektion auf eine horizontale und auf eine vertikale Ebene hätte geschehen können. Die Zahlen werden jedoch genügen den ausgesprochenen Satz zu beweisen. Die sechste Spalte enthält das absolute Wachsthum der krümmungsfähigen Stelle während des Versuchs, in Millimetern.

Ich habe für jede Art eine Reihe von Versuchen gemacht, führe hier aber immer nur einen an.

Die Versuche sind, mit Ausnahme der oben angegebenen Punkte, genau nach der in der vorigen Abtheilung beschriebenen Methode angestellt.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Winkel der Krümmungsebene mit der Vertikale.	Krümmungsradien in Cm.		Wachsthum während des Versuchs in Mm.	Nähre Beschreibung des gekrümmten Theils.
			beim Anfang.	am Ende.		
			A. Blattstiele.			
Petasites alba	12	10°	—	10	3.0	Ganz.
Cimicifuga racemosa	10	45°	—	5	5.0	Untere zwei Drittel.
Macleya cordata	5	90°	—	9	1.5	Ganz.
Spiraea sorbifolia	8.5	70°	—	4	3.5	Ganzer allg. Blattstiel.
Rubus Idaeus	5	80°	—	8	1.5	„ „ „
Clematis recta	7	45°	—	7	1.5	„ „ „
Cystopteris alpina	35	45°	—	5	2.0	4 Cm. des graden Th. der Spitze.
			B. Blatmittelrippen.			
Verbascum thapsiforme	20	20°	—	13	3.0	Ganz.
Corylus Avellana	6	90°	—	6		„ ohne die Spitze.
Ulmus campestris	5	90°	—	5		„ „ „ „
Scrophularia nodosa	9.0	90°	—	12	0.5	Untere Halfte.
Inula Helenium	18	20°	—	4	3.0	Zweites Viertel von oben.
Inula bifrons	13.5	45°	—	16	2.5	Untere drei Viertel.

Noch auf eine andere Art kann man die geotropischen Krümmungen mit den durch die Epinastie entstehenden combiniren, und also einen neuen Beweis für die Richtigkeit der beiden Sätze, oder wenigstens für die des zweiten liefern. Stellt man die Blattstiele und Blattrippen nämlich vertikal in den Zinkkasten, so wird die Epi-

nastie eine Krümmung in vertikaler Ebene bewirken, bei welcher die morphologische Oberseite an der convexen Seite liegt. Der Geotropismus wird dahin streben, diese Krümmung zu verhindern, und die bereits eingetretene wieder aufzuheben oder zu verringern. Die hierüber angestellten Versuche zeigten genau die erwarteten Krümmungen; ich führe sie nicht besonders auf, weil man in den Versuchen über den Heliotropismus Beispiele in Menge hierzu finden wird.

Meiner Ansicht nach können also die beiden anfangs gemachten Annahmen als empirisch bewiesene Regel angenommen werden. Sie gelten zunächst nur für die untersuchten Arten, doch hatte ich im Laufe meiner Untersuchungen vielfach Gelegenheit sie für andere Arten bestätigt zu sehen, und niemals fand ich eine wirkliche Ausnahme, wonach ihre Allgemeinheit sehr wahrscheinlich ist; wenigstens, was die zweite Regel betrifft für Blattstiele und für diejenigen Blattrippen, welche bei dem Isoliren aus dem Mesophyll ihre Unterseite concav krümmen. Auf das Verhältniss des Blätter, bei denen dieses nicht der Fall ist, komme ich noch weiter unten zurück.

Es ist vielleicht nicht ohne Interesse darauf hinzuweisen, dass diese beiden Eigenschaften von der normalen Richtung der Organe an der Pflanze unabhängig sind; in der Seite 168 mitgetheilten Tabelle sind sowohl solche Organe enthalten, welche senkrecht, als andere welche schief oder sogar wagerecht gewachsen waren. Zumal die geotropische Aufwärtskrümmung der letzteren, in dem Falle wo die Oberseite oben liegt (z. B. Ulmus) verdient besondere Beachtung; bei der Besprechung des Einflusses der Belastung werde ich noch mehrere Beispiele hiervon zu verzeichnen haben.

Alle diese Versuche und Folgerungen beziehen sich, wie gleich anfangs hervorgehoben wurde, auf ein bestimmtes Alter, nämlich auf das letzte Wachstthumsstadium. Es erübrigt also zu untersuchen, welchen Einfluss das Alter auf diese Erscheinungen hat.

Um diese Frage zu beantworten kann man sowohl die in der ersten als in der zweiten Tabelle befolgte Methode benutzen. Ich habe mit einigen Arten nach beiden Methoden Versuchsreihen angestellt, und theile die Resultate in der folgenden Tabelle mit. Die Einrichtung der ersten Hälfte der Tabelle ist derjenigen der Seite 168 mitgetheilten gleich, die der zweiten stimmt mit der Seite 172 mitgetheilten überein. In der ersten Hälfte enthalten danach die Specialspalten A die Zahlen, welche die Krümmungsradien und das Wachsthum der normalen Exemplare angeben, die Spalten B die

gleichen Zahlen für die inversen Exemplare. Die Zahlen der ersten Spalte enthalten in beiden Hälften die Längen der ganzen Organe vor Anfang der Vorbereitung für den Versuch; sie erlauben ein Urtheil über das relative Alter der verschiedenen Versuchsobjecte. In der zweiten Hälfte der Tabelle sind die untersuchten Blattrippen und Blattstiele für jede Art einem (vertikalen) Aste entnommen; in der ersten Hälfte wurden für die Versuche mit Rumex und Inula zwei gleiche vertikale Aeste ausgewählt, deren einzelne Blätter zu je zwei so genau als möglich mit einander übereinstimmten. Aus den ganzen Versuchsreihen werden, wie immer, nur diejenigen Paare aufgeführt, in denen das Wachsthum, während des Versuchs eine genügende Uebereinstimmung zeigte.

Wo in der zweiten Hälften der Tabelle die Unterseite die convexe war, ist diess dadurch angegeben, dass der Winkel der Krümmungsebene mit der Vertikale als negativ verzeichnet wurde.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
Rumex Patientia	28	—	—	24	12	12	2.5	2.5	0	Untere Hälfte der Blattrippe.
	20	—	—	17	7	10	3.0	2.5	—0.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	16	—	—	7	5	2	2.5	2.0	—0.5	Unteres Drittel der Blattrippe.
	12	—	—	7	7	0	3.0	2.0	—1.0	Unteres Drittel der Blattrippe.
Inula bifrons	20	—	—	20	10	10	2.0	1.0	—0.0	Untere Hälfte der Blattrippe.
	12	—	—	13	8	5	1.0	1.5	0.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	5	—	—	6	—		1.0	1.5	0.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	3.5	—	—	10	—		0.5	0.5	0	Untere Hälfte der Blattrippe.
Menyanthes trifoliata	12	—	—	5	5		2.0	2.5	0.5	Obere Hälfte des Blattstiels.
	9	—	—	4	4		2.0	2.5	0.5	5 Cm. der Mitte.
	7	—	—	5	5		2.5	2.5	0	3.5 „ „ „
	5	—	—	5	5		2.0	2.0	0	3 „ „ „
	2.5	—	—	12	12		1.0	0.5	—0.5	Ganz.

Arten.	Totallänge.	Winkel der Krümmungsebene mit der Vertikale.	Krümmungsradien in Cm.		Wachsthum während des Versuchs, in Mm.	Gekrümmter Theil.
			beim Anfang.	am Ende.		
Rumex Patientia	34	35°	—	20	1.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	26	30°	—	11	2.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	18	30°	—	5	2.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	14	40°	—	5	3.0	Untere Hälfte der Blattrippe.
	12	20°	—	2.5	2.0	Untere Hälfte der Blattrippe.
	9	—10°	—	2.5	2.5	Untere Hälfte der Blattrippe.
	6	—60°	—	1.5	2.0	Untere Hälfte der Blattrippe.
Inula bifrons	20	0°	—20	24	3.5	Untere drei Viertel der Blattrippe.
	12	10°	—	16	1.0	Untere drei Viertel der Blattrippe.
	5	40°	—	10	0.5	Untere drei Viertel der Blattrippe.
	3	—	—	—	0.5	Untere drei Viertel der Blattrippe.
Delphinium elatum	5	10°	—	4	3.0	Untere Hälfte des Blattstiels.
	4	0°	—	5	2.0	Ganzer Blattstiel.
	3	—10°	—	6	2.0	„ „

Diese Tabelle zeigt, dass bei den untersuchten Arten (ausser Menyanthes) zuerst die Wachsthumsfähigkeit der Unterseite grösser als jene der Oberseite ist, dass dann diese Differenz verschwindet, und später die Wachsthumsfähigkeit der Oberseite diejenige der Unterseite überwiegt.

In Uebereinstimmung mit dem Gebrauche des Wortes Epinastie für letzteren Fall, kann man für ersteren das Wort Hyponastie benutzen, das von Schimper ebenso wie „Epinastie" zur Bezeichnung des analogen Unterschiedes in dem Dickenwachsthume eingeführt wurde.

In wie weit dieses Verhältniss allgemein ist, kann ich bei der geringen Anzahl der untersuchten Arten nicht angeben. Bei Physalis Alkekengi und Helianthus tuberosus fand ich die Mittelrippe auch in der Jugend hyponastisch, und im letzten Wachsthumsstadium epinastisch; bei mehreren anderen Arten beobachtete ich,

dass in dem Anfang jenes letzten Stadiums die epinastische Differenz mit dem Alter zunimmt. Für die Wahrscheinlichkeit der Allgemeinheit dieser Verhältnisse sprechen auch die Nutationen der Blätter, denn es muss die Knospenlage durch ein stärkeres Wachsthum der Unterseite und das spätere Auseinanderschlagen durch stärkeres Wachsthum der Oberseite verursacht werden, wie bereits von Sachs [1]) angegeben wurde.

Mit dem Aufhören des Wachsthums, nach einigen Untersuchungen vielleicht schon etwas früher, hört die Epinastie auf zu bestehen.

Bei den Blattstielen von Menyanthes ist, der Tabelle zufolge, die Wachsthumsfähigkeit der beiden einander gegenüberliegenden Seiten gleich gross, unabhängig von dem Alter der Organs.

Während es bei den Blattstielen Regel ist, dass die am raschesten wachsende Stelle zugleich diejenige ist, welche sich unter dem Einfluss der Schwere am stärksten krümmt, und in welcher die epinastische Differenz am grössten ist, fallen bei den Blattrippen diese beiden letzten Stellen nicht immer zusammen. Bei Versuchen, wo die Spitze der isolirten Rippe nicht entfernt worden war, hatte ich nämlich mehrfach die Gelegenheit, zu beobachten, dass während der untere Theil, bei einer normalen horizontalen Lage, sich aufwärts krümmte, die Spitze ihre beim Isoliren erhaltene rückwärts concave Krümmung noch verstärkte. Dieses deutet darauf hin, dass in der Spitze die epinastische Differenz grösser war als der Einfluss des Geotropismus, während sie im unternTheile kleiner war als dieser. So z. B. bei allgemeinen Blattstielen von Spiraea sorbifolia, und Blattmittelrippen von Scrophularia nodosa. Auch in einigen Versuchen, in denen die Medianebene des Organs horizontal lag, fand ich dieses Verhältniss bestätigt.

Bei denjenigen Blättern, deren Rippe sich beim Isoliren von der Spreite mit der Oberseite concav krümmt, ist, nach einigen Versuchen, welche ich mit Vitis vinifera und Lonicera pyrenaica sowohl bei horizontaler als bei vertikaler Anfangsstellung machte, die Unterseite wachsthumsfähiger als die Oberseite; sie sind also hyponastisch. Bei denjenigen Blättern von Vitis, in denen die Spitze der Rippe sich bei dem Isoliren concav krümmt, ist diese in Uebereinstimmung damit, epinastisch.

Bis jetzt habe ich unter den Blattstielen nur diejenigen betrachtet, in denen die krümmungsfähige Stelle nicht morphologisch von dem

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik 2. Aufl. S. 565.

Uebrigen differenzirt ist. Bei vielen Blättern ist dieses aber bekanntermaassen mehr oder weniger der Fall. Es ist nicht schwer sich eine ganze Reihe von allmäligen Uebergängen auszusuchen, von denjenigen Blättern, bei denen der Blattstiel allmälig in die Spreite übergeht, durch diejenige wo die Spreite an ihrer Einfügungsstelle einen geringeren oder grösseren Winkel mit dem Blattstiel macht, (wo also jene Stelle viel stärkere Krümmungen macht als der übrige Theil des Blattstiels) bis zu den gelegenkartigen Verbindungen von Spreite und Blattstiel, oder von Einzelblättchen mit dem allgemeinen Blattstiel welche die Krümmungen entweder hauptsächlich, oder sogar, wie bei vielen Papilionaceen ausschliesslich vermitteln. Da Nichts der Annahme widerspricht, dass auch hier [1]) die Ursachen der Krümmungen die nämlichen sind, wie bei den gewönlichen Blattstielen, will ich hier nicht näher auf die Erörterung aller der einzelnen Grade der Differenzirung eingehen, sondern mich auf die Mittheilung einiger Versuche über die durch Polster bewirkten Krümmungen beschränken.

Die Krümmungen welche die Blattstiele von Phaseolus machen, werden lediglich von dem grossen Stielpolster ausgeführt. Im Dunklen ist der Achsenwinkel dieser Blattstiele mit dem sie tragenden Stengel stets kleiner als am Lichte. Für die Untersuchung, ob diese Polster epinastisch sind, schnitt ich Stengelstücke an denen sich je ein Blatt befand aus dem Stengel heraus, entfernte die Blättchen, umwickelte das Stengelstück mittelst Eisendraht so, dass es sich nicht krümmen konnte, und stellte die so vorbereiteten Objecte in den mehrfach erwähnten dunklen Zinkkasten. Einige stellte ich so, dass der Blattstiel beim Anfang des Versuchs senkrecht stand, andere so, dass er horizontal lag, und zwar mit horizontaler Medianebene. Die vertikal gestellten bogen sich nach hinten zurück, so dass sie nach 24 Stunden einen Winkel von 20—30° mit der Vertikale bildeten, es war also die Oberseite des Polsters stärker in die Länge gewachsen als die Unterseite. Die Medianebene der horizontal gestellten stand om Ende des Versuchs schief, im Winkel von 45—70° mit der Vertikale, während der Axenwinkel dieser Blattstiele sich von 60—80°, wie er Anfangs war, auf 90—140° erhöht hatte. Im Polster hatte also sowohl eine geotropische Aufwärtskrümmung, als eine epinastische Krümmung stattgefunden. Die zu diesen Versuchen benutzte Art war Phaseolus multiflorus.

1) Sellbstverständlich habe ich hier zunächst nur diejenigen Fälle im Auge, in denen ich diese Krümmungen in dem nämlichen Apparat und nach der nämlichen Methode entstehen sah, mit denen ich die früher erwähnten Versuche anstellte.

Heliotropismus.

Um die Frage zu beantworten, ob eine einseitig stärkere Beleuchtung Krümmungen in den Blattstielen und Rippen hervorrufen, oder doch wenigstens die aus anderen Ursachen entstehenden Krümmungen wesentlich abändern kann, benutzte ich einen Apparat und eine Methode, die nur in den nothwendigen Punkten von den bei den Untersuchungen über den Einfluss des Geotropismus gebrauchten abwichen.

Der Apparat war ein Zinkkasten, dessen eine aufstehende Seite von einer Glasscheibe gebildet wurde. Die gegenüberliegende Seite enthielt eine Thüre zum Einführen der Objecte und war, wie die übrigen Wände, auf der Innenseite schwarz gemacht. Die Höhe des Kastens war 35 Ctm., die Breite 30 Ctm., die Tiefe 15 Ctm. Den Boden bedeckte feuchter Sand, wodurch der ganze Raum immer sehr feucht war. Die Versuchsobjecte wurden in vertikaler Stellung in den Sand hinein gesteckt; in jedem Versuch schaute das eine der beiden zu vergleichenden Exemplare mit seiner morphologischen Oberseite nach dem Licht, während das andere Exemplar dem Licht die Unterseite zuwandte. Ersteres will ich auch hier das normale, letzteres das inverse nennen. Die Methode der Messung des Wachsthums, der Messung der Krümmung, die Wahl der Objecte u. s. w. waren dieselben wie sie in der Abtheilung über die „Methode der Untersuchungen" im Allgemeinen beschrieben sind. Der Apparat stand vor einem Nordfenster, in einer Entfernung von etwa drei Meter von diesem; es trat also keine Sonne hinzu, und die Exemplare etiolirten während der Versuchs einigermaassen.

Die Ursachen, welche unter diesen Umständen auf die entstehenden Krümmungen einen Einfluss ausüben, sind die Epinastie, der Geotropismus und der Heliotropismus. Da, wie ich im Vorhergehenden auseinander gesetzt habe, diejenigen Blätter, deren Rippe sich bei dem Isoliren mit der Unterseite concav krümmt, — und von Versuchen mit Blättern in denen das Umgekehrte der Fall war, wird hier keine Rede sein — epinastisch sind, so streben die Versuchsobjecte sich so zu krümmen, dass ihre Oberseite convex wird. Der Geotropismus, der nachgewiesenermaassen immer ein negativer ist, strebt die Exemplare in senkrechter Stellung verharren zu machen, oder, wenn sie diese schon nicht mehr besitzen, strebt er sie in diese zurückzuführen. Sein Einfluss ist aber, bei der vertikalen oder nahezu vertikalen Richtung, welche durch den Versuch bedingt ist, eine sehr geringe, und wird er also fast immer von der

epinastischen Differenz überwogen. Nach dieser Auseinandersetzung ist die wirklich entstehende Krümmung also die, welche die Epinastie allein herbeiführen würde, um ein Geringes durch den Einfluss der Schwere verringert. Bisher galt das nämliche für alle Versuchsgegenstände. Der Einfluss des Heliotropismus wird aber Unterschiede hervorrufen, je nachdem diese erläuterten Krümmungen gegen das Licht convex oder concav sind, was nach dem Vorhergehenden einfach davon abhängt, ob die morphologische Oberseite dem Lichte zugewendet, oder von diesem abgewendet ist. Ist der Heliotropismus ein positiver, so wird er die gegen das Licht schon concave Krümmungen verstärken, die gegen das Licht convexe aber schwächen; umgekehrt wird man auf positiven Heliotropismus schliessen dürfen, wenn die gegen das Licht concaven Krümmungen am Ende des Versuchs grösser gefunden werden als die gegen das Licht convexe. Beobachtet man keine Unterschiede, so war kein Einfluss des Heliotropismus bemerklich, beobachtet man Unterschiede im entgegengestellten Sinne, so war negativer Heliotropismus da.

Die einschlägigen Versuche enthält die folgende Tabelle, welche ganz nach dem Schema der auf Seite 168 mitgetheilten eingerichtet ist. Die Spalten A enthalten die denjenigen Exemplaren entsprechenden Angaben, deren morphologische Oberseite dem Lichte zugekehrt war (also die normalen Exemplare); die Spalten B die Angaben der Exemplare, deren Unterseite dem Licht zugekehrt war (die inversen). Gegen das Licht convexe Krümmungen sind als negativ; gegen das Licht concave als positiv bezeichnet worden.

Wie immer führe ich auch hier von den zwei bis drei Versuchen, welche ich mit jeder Art gemacht habe, in der Tabelle nur einen an.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähre Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
				A. Blattstiele.						
Delphinium elatum	5	—	—	—	14		1.5	1.5	0.5	Ganz.
Petasites alba	15	—	—	—	16		4.0	4.0	0	„
				B. Algemeine Blattstiele gefiederter Blätter.						
Clematis recta	6.5	—	—	—5	5	0	2.0	2.0	0	Ganz.
Agrimonia procera	6	—	—	—12	10	—2	1.0	0.5	—0.5	„
Spiraea sorbifolia	5.5	—	—	—8	6	—2	3.0	2.0	—1.0	Untere Hälte.

Arten.	Totallänge d. Organs in Cm.	Krümmungsradien in Cm.					Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		beim Anfang.		am Ende.						
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
C. Seitenblattstiele doppelt gefiederter Blätter.										
Cimicifuga racemosa	16	—	24	—12	6	—6	4.5	4.5	0	Obere Hälfte.
Aralia spinosa	7	—	—	—6	5	—1	2.0	2.0	0	Ganz.
D. Blattrippen, welche durch die Spreite gespannt waren.										
Atropa Belladonnna	12	—	—	—	15		4.0	4.0	0	Untere Hälfte.
Rumex domesticus	13	—	—	—16	5	—11	3.0	3.0	0	„ „
Digitalis purpurea	15.5	—	—	—10	7	—3	1.5	2.0	0.5	„ „
Corylus Avellana	6	—	—	—6	6	0	0.5	0.5	0	„ „
Verbascum thapsiforme	14	—	—	—17	9	—8	2.0	1.5	—0.5	Obere Hälfte.
Inula bifrons	16.5	—24	24	—18	18	0	2.5	3.0	0.5	Untere zwei Drittel.
Physalis Alkekengi	7	—	—	—11	4	—7	1.5	1.0	—0.5	„ „ „
Helianthus tuberosus	13	—	24	—5	2	—3	0.5	0.5	0	„ „ „
Althaea officinalis	8	—	—	—	7		2.5	2.5	0	„ „ „
Bryonia alba	4.5	—	—	-1.5	1	—0.5	2.0	2.5	0.5	„ „ „
Macleya cordata	10	—	—	—8	4.5	—3.5	3.5	3.0	—0.5	„ „ „
Sonchus palustris	20	—	—	—	8		3.0	3.5	0.5	Mittleres Drittel.
Dipsacus fullonum	17	—	—	—10	8	—2	2.5	2.5	0	„ „
Polygonum cuspidatum	6	—	—	—2	2	0	3.5	4.0	0.5	Unteres Drittel
Scolopendrum offiicinarum	12	—	—	—6	3.5	—2.5	4.0	4.0	0	5 Ctm. lange Strecke des oberen Theils.
E. Blattrippen ohne Spannung durch die Spreitte.										
Sedum purpurascens	4	—	—	—3	3	0	1.5	1.5	0	Untere Hälfte.

Aus diesen Versuchen geht hervor, 1) dass in vielen Fällen kein Einfluss des Heliotropismus zu bemerken war, 2) dass in den übrigen Fällen der Heliotropismus immer ein positiver war, und 3) dass er in keinem Falle die Epinastie überwand. Das letztere ersieht man daraus, dass die Exemplare deren Oberseite dem Lichte zugekehrt war, niemals am Ende des Versuchs mit positiver Krümmung verzeichnet worden sind, nur waren in einigen Fällen beide Kräfte mit einander im Gleichgewicht, und blieb der Blattstiel oder die Rippe grade.

Um auch in diesem Falle den direkten Beweis für die Richtigkeit meiner Deutung der beobachteten Krümmungen zu liefern, habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen eine Seitenkante das stärkste Licht empfing, deren Einrichtung aber sonst genau

die der vorigen Versuchsreihe war. Es krümmten sich in diesen Versuchen die Blattstiele und Blattrippen mit der Hinterseite concav, bogen sich dabei aber dem Lichte zu. Auch hier war die epinastische Krümmung stärker, meist sogar beträchtlich stärker als die positiv heliotropische (z. B. Allgemeine Blattstiele von Rhus typhina, Ailanthus glandulosa, Spiraea sorbifolia; Mittelrippen von Physalis Alkekengi, Rubus odoratus).

Ueber den Einfluss des direkten Sonnenlichtes auf diese Erscheinungen habe ich nur wenige Untersuchungen gemacht, in denen das Sonnenlicht mittelst eines Spiegels in horizontaler Richtung auf die Pflanzen fiel. Einige Versuche wurden mit dem nämlichen Apparate ausgeführt, mit dem die im Vorhergehenden beschriebenen gemacht waren, andere mit Organen, welche, ohne von der Pflanze getrennt zu werden, in vertikaler Stellung aufgestellt wurden. Es ergab sich, dass auch hier der Heliotropismus nicht im Stande war die Epinastie zu überwinden. So z. B. mit allgemeinen Blattstielen von Phaca alpina, und Rubus Idaeus (im Apparate); mit Blattstielen von Cucurbita Pepo und Mittelrippen von Helianthus annuus (ohne Trennung von der Pflanze).

Die nämliche Differenzirung der krümmungsfähigen Stelle wie bei dem Geotropismus, findet selbstverständlich auch für den Heliotropismus statt. Auch hier scheint der positive Heliotropismus weit verbreitet zu sein (so z. B. bei den Polstern von Phaseolus multiflorus).

Belastung.

In allen meinen in den beiden vorhergehenden Abtheilungen angeführten Versuchen, wurde die Spreite entfernt. Ich will also jetzt versuchen die Frage zu beantworten, wie die dort behandelten Krümmungen sich gestalten, wenn die Spreite nicht entfernt wird, und so den Einfluss bestimmen, den die Anwesenheit der Spreite auf die in der freien Natur beobachteten Erscheinungen besitzt.

Während bei den Rippen die Bewegungen nicht nur durch das Gewicht der Spreite beeinflusst werden, sondern auch dadurch, dass die Rippen durch das Mesophyll gespannt sind, ist bei den Blattstielen dieses letztere Moment ausgeschlossen, und man hat hier also die Gelegenheit nachzuforschen, welchen Einfluss die zu hebende Last der Spreite auf die Aufwärtskrümmung hat. Einige Versuche hierüber enthält die folgende Tabelle deren Einrichtung genau die Seite 167 beschriebene ist. Die Specialspalten A enthalten die Angaben über die belasteten Blattstiele, die Spalten B jene über

die unbelasteten; die morphologische Oberseite war immer oben. Im Uebrigen ist die Versuchsmethode die in der Abtheilung über die Methode im Allgemeinen beschriebene.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. heim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
Aconitum Napellus	3.0	—	—	6	5	—1	1.5	2.0	0.5	Ganz.
Agrimonia procera	8	—	—	12	7	—5	4.0	2.0	—2.0	„
„ „	8	—	—	13	6	—7	7.0	1.5	—5.5	„
Pavia macrostachya	10	14	—	10	8	—2	5.0	3.0	—2.0	Obere Hälfte.
Rhus typhina	11	—	—	—	3			5.0	0	„ „
Sanguisorba officinalis	22	—	—	3.5	3	—0.5	13.5	8.0	—5.5	3 Ctm. lange Strecke der Mitte des beblätterten Theils.

Wie zu erwarten war, ergeben diese Versuche, dass die Aufwärtskrümmung durch die Last eine schwächere wird. In diesen Versuchen hat der Geotropismus die epinastische Differenz zu überwinden, und werden die Blätter also nur mit einer relativ geringen resultirenden Kraft aufwärts gehoben, was der Sichtbarkeit des Einflusses der Belastung vortheilhaft ist. Legt man aber die Blätter umgekehrt, so dass der Geotropismus und die Epinastie zusammenwirken, um das Blatt aufwärts zu krümmen, so ist in den meisten Fällen die resultirende Kraft schon so gross, dass die Anwesenheit der Blättchen oder ihre Abwesenheit keinen merklichen Einfluss mehr hat. So z. B. bei Spiraea sorbifolia, Tanacetum roseum.

An die Betrachtung dieser Tabelle lässt sich noch eine Bemerkung knüpfen über den Einfluss, welchen die Entfernung der Spreite auf die Ernährung der Blattstiele hat. Das Wachsthum war nämlich in den beblätterten Blattstielen von Pavia, Agrimonia und Sanguisorba ein beträchtlich viel stärkeres als in den unbelasteten. Da aber zu den Versuchen sehr gleiche Blätter ausgesucht waren, so muss man annehmen, dass das stärkere Wachsthum der ersteren durch eine bessere Ernährung während des Versuchs verursacht wurde. Bei den beiden anderen Arten fand kein solcher auffallender Unterschied statt. Direkte Untersuchungen über den Einfluss der Spreite auf die Ernährung habe ich nicht gemacht; eine grosse Schwierigkeit bei der Lösung dieser Frage ist nämlich die, dass während bei den sonstigen Versuchen das gleiche Wachsthum die

Vergleichbarkeit sonst einander sehr ähnlicher Objecte vollständig macht, hier dieses Merkmal der Vergleichbarkeit fehlt. Es bedarf also dieser Punkt noch einer weiteren Prüfung nach einer Methode welche vor Anfang des Versuches die Gleichheit des Wachsthums der zu untersuchenden Exemplare feststellt; auch wäre vielleicht eine mikroskopische Prüfung der benutzten Blattstiele auf ihren Gehalt an Nährstoffen von Interesse.

Schon anfangs (Seite 158) wurde die Thatsache behandelt, dass die Blattrippen gewöhnlich durch das Mesophyll gespannt sind. Es lässt sich daher vermuthen, dass, wie in dem normalen Blatte die Rippe die Form und Lage, welche ihr vermöge ihrer eigenen Gewebespannungen zukommen, nicht annehmen kann, so auch die durch die Wachsthumsverhältnisse der Versuche bedingten neuen Lagen nicht angenommen werden können. Mit anderen Worten, es ist wahrscheinlich, dass die Spreite die Krümmungen der Rippe in jeder Richtung und in jeder Beziehung vermindern oder sogar ganz verhindern wird. Die Versuche, die ich hierüber gemacht habe, bestätigen diese Vermuthung vollkommen. Die Methode und die Einrichtung der Tabelle sind genau die früher beschiebenen. Von den zwei zu vergleichenden Exemplaren, welche entweder beide normal, oder beide invers lagen, war das eine das ganze Blatt (Spalten A), das andere die aus der Spreite isolirte Mittelrippe (Spalten B).

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils.
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
I. Reihe. Morphologische Oberseite oben.										
A. Fast vertikale Blätter.										
Inula Helenium	15	—	—24	7	6	—1	6.0	6.0	0	Unteres Drittel.
Dipsacus fullonum	15	—	—	12	5	—7	3.5	3.0	—0.5	„ „
Rumex Patientia	16	—	—	—	10		3.0	3.5	0.5	Untere Hälfte.
B. Fast horizontale Blätter.										
Lonicera pyrenaica	5.6	—	8	—	5		0.5	0.5	0	Ganz.
Coryllus Avellana	7	—	—	—	—14		2.0	2.0	0	„
Ulmus campestris	8	—	—	—	8		2.0	1.0	—1.0	Untere Hälfte.
Lonicera Ledebouri	8.5	—	—	—	—2		2.0	1.5	—0.5	„ „
Philadelphus Gordonianus	7	—	—	—8	—6		2.0	2.5	0.5	Untere zwei Drittel.
Rubus odoratus	10	—	—8	—	—3		2.0	2.0	0	Mittleres Drittel.

Arten.	Totallänge d. Organs, in hm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
C. Fast vertikal abwärts wachsende Blätter.										
Vitis vinifera	5.5	—	—	—	1.5		2.0	3.0	1.0	Untere Hälfte.
II. Reihe. Morphologische Oberseite unten.										
A. Fast horizontale Blätter.										
Lonicera pyrenaica	5	—	3	—	—2		1.0	1.0	0	Untere Hälfte.
Lonicera Ledebouri	7.5	—14	—9	—14	+8		1.5	1.0	—0.5	Ganz.
Corylus Avellana	5.5	—	5	—	2		0 5	0.5	0	„
Philadelphus Gordonianus	6.5	—	—	6	3	—3	2.0	2.5	0.5	Untere Hälfte.
B. Fast vertikal abwärts wachsende Blätter.										
Vitis vinifera	6.5	—	—	—	2		2.0	2.0	0	Obere Hälfte.

Man sieht aus der Tabelle, dass sich bei einigen Arten die ganzen Blätter sowohl in normaler als in inverser Lage gar nicht krümmten, während die Rippen sich unter dem combinirten Einflusse der Schwerkraft und der Epinastie (resp. Hyponastie) krümmten. Die Krümmungen der normalen Rippen waren entweder aufwärts oder abwärts concav, je nachdem der Einfluss der Schwere grösser oder kleiner war als die epinastische Differenz. Die Abwärtskrümmung der inversen Rippe von Lonicera pyrenaica bestätigt die früher angegebene Thatsache, dass diese Rippen hyponastisch sind. Die Versuche, in denen eine Abwärtskrümmung der Rippen stattfand, sind zumal dazu geeiget, darzuthun, dass es nicht die Last der zu hebenden Spreite ist, welche die Krümmung des Blattes geringer macht als die der freien Rippe, sondern dass es nur die hemmende Wirkung der Spannung zwischen Rippe und Spreite sein kann. Inwieweit bei den übrigen Versuchen die Last der Spreite mitwirkt um die Krümmung zu verringern, kann hier vorläufig nicht entschieden werden. Dass sie mitwirkt ist wahrscheinlich, und wird dieses noch mehr durch einige Versuche, die ich mit Blättern machte, welche keine oder nur geringe Spannung ihrer Rippen zeigen, und deren Rippen sich dennoch stark aufwärts krümmten während die ganzen Blätter keine Krümmungen zeigten. (So bei Arten von Sedum und Saxifraga u. m. A.) Neben der Last ist hier vielleicht auch ein Wi-

derstand des weniger krümmungsfähigen Gewebes der Spreite gegen die Krümmung zu überwinden.

Dass die nachtheilige Wirkung der Spreite aber nicht immer so weit geht, die Krümmungen ganz zu verhindern, beweisen die Versuche mit Dipsacus fullonum und Inula Helenium zur Genüge.

Torsionen.

Bei meinen im Vorhergehenden mitgetheilten Untersuchungen mit abgeschnittenen, unbelasteten Blattstielen und Mittelrippen beobachtete ich niemals, dass irgend ein Organ sich tordirte, auch dann nicht wenn bei horizontaler Lage im Anfang des Versuchs seine morphologische Oberseite unten lag. Es lag daher nahe zu vermuthen, dass irgend eine äussere Ursache die bei den im Freien angestellten Versuchen vielfach beobachteten Torsionen herbeiführte und zwar eine in den bisher mitgetheilten Versuchen ausgeschlossene Ursache.

Ich steckte in der gewöhnten Weise ganze bandförmige oder fast bandförmige Blätter mehrerer Arten in inverser horizontaler Lage in den Sand des dunklen feuchten Raumes (Digitalis ferruginea, Stellaria Holosteum, Hypericum calycinum, Arnica Chamissonis); nach 24 Stunden war bei vielen Blättern dieser Arten eine Torsion der Spreite eingetreten, durch welche die Spitze ganz oder nahezu horizontal mit der Oberseite nach oben lag; hierbei war sie aber bedeutend seitwärts übergebogen. Isolirte Mittelrippen dieser Arten, ebenso untersucht, krümmten sich immer ohne jede Torsion aufwärts. Augenscheinlich war es also die Last der Spreite, welche die Torsion verursacht, und zwar dadurch, dass beim Anfange des Versuchs die sich aufwärts krümmende Mittelrippe nicht genau in einer vertikalen Ebene blieb, sondern sich etwas seitwärts bog, wodurch für den unteren Theil der Rippe eine auf beiden Seiten ungleiche Belastung entstand. Die hierdurch entstandene mechanische Torsion wurde durch das von ihr beeinflusste Wachsthum bleibend und immer grösser, so lange die tordirende Ursache noch da war.

Einen zweiten Versuch stellte ich mit einer kräftigen, in einem Topfe erzogenen Kürbispflanze an. Nachdem Stengel an einem Stab überall so angeheftet war, dass er keine Krümmungen machen konnte, wurde der Topf in einem finstern Zimmer umgekehrt aufgestellt. Nach einigen Stunden hatten die Blattstiele angefangen sich aufwärts zu krümmen, und sich dabei so tordirt, dass die Mittelrippen ihrer Spreiten wagerecht standen (bei senkrechtem Stand der Sprei-

te). Jetzt wurde an einem Blatte, wo die Torsion fast genau 90° betrug, die Spreite entfernt; in demselben Augenblick hob sich der nicht mehr belastete Blattstiel ein wenig. Mehrere Stunden später hatte er sich sehr kräftig aufwärts gehoben, dabei aber jede Torsion ausgeglichen, während die übrigen Blattstiele, deren Spreite nicht entfernt worden war, ihre Torsion noch vergrössert hatten.

Eine grössere Versuchsreihe habe ich nach der folgenden Methode angestellt. Normal vertikal wachsende, beblätterte Sprosse von verschiedenen Arten wurden, ohne von der Pflanze getrennt zu werden, in horizontaler Lage so befestigt, dass die Medianebene einiger noch wachsender Blätter horizontal wurde. Bei meinen Versuchen war meistens nur der die Versuchsblätter tragende Theil genau horizontal, die oberen und unteren Theile des Sprosses abwärts gebogen, um eine bequeme Befestigung zu ermöglichen. Bei dieser Einrichtung hat die künstliche Unterseite des Sprosses, weil er durch den Geotropismus zu stärkerem Wachsthum als die Oberseite veranlasst wird, und die Befestigung das Entstehen von Krümmungen verhindert, das Streben den Spross so zu tordiren, dass sie zur Oberseite wird; indem die jedesmalige Unterseite dieses versucht, ist fortwährend eine Torsionsursache vorhanden; bei lockerer Befestigung des Sprossendes beobachtete ich diese Torsionen bei sehr vielen (nicht allen) untersuchen Arten; mehr als eine ganze Schraubenwindung sah ich z. B. bei Sida Napaca, Helianthus tuberosus, Sanguisorba officinalis (keine derartige Torsion zeigte mir Althaea officinalis). Selbstverständlich muss bei den Versuchen über die Ursache der Torsionen der Blätter die Befestigung eine solche sein, dass die hier angedeuteten Torsionen des Stengels nicht stattfinden können.

An einigen von den Blättern, deren Medianebene auf diese Weise horizontal gestellt war, wurde die Spreite entfernt, und zwar so, dass entweder nur der Blattstiel, oder bei ungestielten Blättern, zwei untere Drittel der Mittelrippe blieben; an anderen Blättern wurde Nichts entfernt. Die ihrer Last befreiten Blattstiele Blätteren wurde Nichts entfernt. Die ihrer Last befreiten Blattstiele und Rippen krümmten sich in ein oder zwei Tagen in horizontaler oder ein wenig aufwärts geneigter Ebene mit der Hinterseite concav, ohne irgend welche Torsion zu zeigen; auch später trat bei diesen niemals eine Torsion ein. Auch die ganzen Blätter krümmten sich zuerst mit der Hinterseite concav, dann aber fing die Spitze an sich zu senken, bis sie genau oder fast genau nach unten gerichtet

war, wobei der Blattstiel, resp. der untere Theil des sitzenden Blattes eine Torsion von 90° erlitt. Die Arten an denen ich diese Resultate erhielt sind: A (Versuche mit ganzen Blättern und entlasteten Blattstielen) Staphylea pinnata, Rubus Idaeus, R. odoratus, Helianthus tuberosus. B (Versuche mit ganzen Blättern und entlasteten Blattrippen): Inula Helenium, I. bifrons, Salvia officinalis, Polygonum tinctorium, Physalis Alkekengi. Diese Versuche zeigen, dass das Gewicht der Spreite die Ursache der Torsion war.

Um einen möglichen Einwand vorzubeugen, dass etwa die Entfernung der Spreite durch die Beeinträchtigung der Ernährung der Blattstiele die Torsionen unmöglich mache, habe ich an von der Spreite befreiten Blattstielen des Helianthus tuberosus durch künstliche einseitige Belastung Torsionen herbeizuführen gesucht. Eine 5 Cm. lange feine Stecknadel, deren Ende mittelst eines Tropfens Ziegellack beschwert war, wurde zu dem Ende in die Spitze des von der Spreite befreiten Blattstieles, senkrecht auf deren Achse und in der Medianebene, so tief hinein gesteckt, dass das einseitige Gewicht augenblicklich kaum eine merkliche Torsion verursachte. Wie im vorigen Versuche standen auch hier die Blattstiele an den horizontal gestellten Sprossen so, dass ihre Medianebene horizontal war. Bei einigen Blattstielen war die Vorderseite belastet, bei anderen die Hinterseite. Nach einigen Tagen zeigten die unbelasteten keine Torsionen, während alle belasteten eine deutliche Torsion ausgeführt hatten, wobei immer die belastete Seite nach unten gekehrt war. Auch bei Dahlia variabilis gelang es mir nach Entfernung der Blättchen an dem allgemeinen Blattstiel durch künstliche einseitige Belastung eine Torsion hervorzurufen.

Stellt man vertikale Aeste der Indigofera Dosua horizontal, so tordiren sich die Blätter, deren Medianebene horizontal liegt um fast 90°, aber nur dann wenn die Blättchen nicht entfernt worden sind; die Torsion findet fast ganz in und nahe an dem Polster statt.

Es zeigen alle diese Versuche übereinstimmend, dass die unter dem Einflusse der Schwere entstehenden Torsionen nur Folgen der auf beiden Seiten ungleichen Belastung des betreffenden Organes sind.

Ueber die Frage, ob die bei einseitiger Beleuchtung entstehenden Torsionen durch die nämliche Ursache hervorgebracht werden, habe ich keine direkten Versuche gemacht; doch spricht der Umstand, dass ich bei meinen früher mitgetheilten Untersuchungen über Heliotropismus niemals Torsionen beobachtete, sehr für de Wahrscheinlichkeit dieser Vermuthung.

III. URSACHEN DER RICHTUNG NICHTVERTIKALER SPROSSE.

Geotropismus, Epinastie, Hyponastie.

In den folgenden Untersuchungen habe ich diejenigen Sprosse, welche senkrecht aufwärts, oder bei einseitiger Beleuchtung in der Richtung gegen das einfallende Licht wachsen, welche also wie die Blattstiele eine Oberseite und eine Unterseite unterscheiden lassen, nach derselben Methode behandelt, wie die Blattrippen in den vorhergehenden Abtheilungen. Wie man später sehen wird bestätigen die Resultate meine Vermuthung, dass sie sich ähnlich wie diese verhalten würden. Dieser Umstand verursacht zunächst, dass die Untersuchungsmethode, nicht allein in ihren grösseren Zügen, sondern auch in den kleinsten Einzelheiten mit der für die Blattstiele befolgten übereinstimmt. Für die hier zu beschreibenden Versuche verweise ich daher gänzlich auf das in der Abtheilung über die Methode der Untersuchung, und über den Geotropismus der Blätter mitgetheilte, mit der Bemerkung, dass, wo dort von einer Spreite am Gipfel des Blattstiels die Rede ist, hier die Partial-Inflorescenz am Ende eines Seitenzweiges einer Inflorescenz zu verstehen ist; und dass, wo dort die Seitenblättchen eines allgemeinen Blattstiels eines gefiederten Blattes angeführt werden, man hier die einzelnen Blätter eines ganzen beblätterten Sprosses betrachten muss. Die Oberseite ist immer, wie dort, durch die morphologischen Verhältnisse bestimmt.

Die Resultate meiner Versuche über Geotropismus, Epinastie und Hyponastie von nichtvertikalen Sprossen sind in der beigefügten Tabelle verzeichnet, deren Einrichtung genau mit der Seite 168—169 mitgetheilten übereinstimmt.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
I. Reihe. Epinastische Sprosse.										
A. Inflorescenz-Zweige.										
Isatis tinctoria	16	8	—8	7	2	—5	2.0	2.5	0.5	Obere Hälfte.
Levisticum officinale	11	—	—	16	10	—6	2.0	1.5	—0.5	Ganz.
Tanacetum Parthenium	11	—	—	13	7	—6	3.5	4.0	0.5	„
Sinapis nigra	12	—	—	4.5	2.5	—2	4.0	4.0	0	Untere Hälfte.
Sinapis alba	11	—	—	4	5.5	—0.5	3.0	3.5	0.5	3 Cm. des unteren Theils.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
Physiospermum aquilegifolium	12	—	—	5	4	—1	2.5	2.5	0	4 Cm. des unteren Theils.
Aquilegia spectabilis	10	—	—10	5	3	—2	2.0	2.5	0.5	3 Cm. des mittleren Theils.
Archangelica officinalis	35	—	—	15	9	—6	9.0	9.0	0	14 Cm. des mittleren Theils.
Tanacetum serotinum	11	—16	—16	6	5	—1	12.5	11.0	—1.5	Ganz, ohne die Spitze.
Grambe cordifolia	17	—18	—13	18	5		0.5	1.0	0.5	5 Cm. des oberen Theils.
B. Horizontale Aeste.										
Tilia parvifolia	9	—	—	—	2		2.0	2.5	0.5	Zwei jüngste Internodien.
Pyrus Malus	12	15	—15	15	8		2.0	2.5	0.5	Zwei jüngste Internodien.
Philadelphus Gordonianus	8	—	—	—	8		2.5	2.5	0	Jüngste Internodien.
C. Aufsteigende Aeste.										
Asperugo procumbens	23	—	—21	3	2	—1	4.5	4.0	—0.5	4 Cm. des oberen Theils.
Lasiospermum radiatum	17	—	—14	8	5	—3	7.0	6.5	—0.5	8 Cm. des oberen Theils.
Calendula arvensis	25	22	—	6	4	—2	4.0	4.0	0	8 Cm. des oberen Theils.
D. Ausläufer und ausläuferartige Gebilde.										
Fragaria elatior	8	—	—	12	10	—2	3.5	3.5	0	Letztes Internodium
Potentilla reptans	15	—	—	7.5	2	—5.5	3.0	2.0	—1.0	2.5 Cm. der unteren Hälfte.
Ajuga reptans	18	14	—6	8	2.5	—5.5	1.5	2.0	0.5	4 Cm. des oberen Theils.
Convolvulus arvensis		—	—	8	6	2	2.0	2.0	0	6 Cm. der Spitze.
Lysimachia Nummularia		—	—	11	10	1	2.0	2.0	0	6 „ „ „
Lithospermum purpureo-coeruleum		—	—	—	4		2.0	1.5	—0.5	7 „ „ „
II. Reihe. Hyponastische Sprosse. Horizontale Aeste.										
Prunus avium	2.5	—	—	16	—		1.0	1.0	0	Drei jüngste Internodien.
Cotoneaster vulgaris	10	—	—	15	—		2.0	2.0	0	Drei jüngste Internodien.
Ulmus campestris	11	12	—12	5	—4	—1	2.0	2.0	0	Vier jüngste Internodien.
Corylus Avellana	9	—	—	4	—6	+2	1.5	1.5	0	Zweites und drittes Internodium.
Evonymus verrucosus	10	11	—11	2	—2	0	1.5	2.0	0.5	Drei Cm. des obersten Theils.
Picea nigra	5.5	—	—	2.5	—4	+1.5	3.5	3.0	—0.5	Untere Hälfte.

Aus dieser Tabelle geht hervor:

Bei den untersuchten Seitenzweigen von Inflorescenzen, bei den Ausläufern, und ausläuferartigen Gebilden bei einigen horizontalen und aufsteigenden Aesten krümmen sich sowohl die normalen als die inversen Objecte aufwärts, und zwar die letzteren kräftiger als die ersteren.

Bei einigen (Tilia, Philadelphus) krümmt sich der entblätterte normal hingelegte Ast nicht aufwärts, der umgekehrte wohl.

Bei den Objecten der zweiten Reihe krümmten sich die normalen Exemplare aufwärts, die inversen abwärts.

Ebenso wie bei den Blättern kann man auch hier die entstandenen Krummungen als das Resultat zweier zusammenwirkender Kräfte betrachten, indem man annimmt, dass: 1) die bilateralsymmetrischen Sprosse negativ geotropisch sind; 2) die Wachsthumsfähigkeit der Oberseite und die der Unterseite verschieden sind, und zwar dass jene der Oberseite bei den in der ersten Reihe verzeichneten Arten grösser ist als jene der Unterseite, bei den in der zweiten Reihe zusammengestellten aber kleiner als diese. Nach der früher gewählten Bezeichnung kann man also die Objecte der ersten Reihe epinastisch, die der zweiten Reihe hyponastisch nennen.

Man kann sich leicht von der Wahrheit dieser Sätze überzeugen, indem man die Versuchsgegenstände entweder in horizontaler Stellung mit horizontaler Medianebene, oder in vertikaler Stellung untersucht; die dann entstehenden Krümmungen entsprechen diesen Sätzen vollkomen. Ich halte es für überflüssig meine hierüber angestellten Versuche einzeln anzuführen, nur muss ich bemerken, dass bei den Ausläufern die vertikal gestellten Exemplare gerade blieben, oder wenn sie vorher gekrümmt waren, diese Krümmung ganz oder fast ganz ausglichen, woraus folgt, dass ihre Epinastie jedenfalls eine sehr geringe ist.

Wie aus dem jedesmaligen Verhältnisse dieser beiden Krümmungsursachen in jedem einzelnen Versuche die wirklich bobachteten Krümmungen erklärt werden, wird man sich, nach dem hierüber bei den Blättern Gesagten leicht klar machen können.

Auf Eins möchte ich noch hinweisen. Während ich bei den Blattstielen keine, und bei den Blattrippen im letzten Altersstadium nur einzelne Beispiele gefunden habe, wo die Oberseite eine geringere Wachsthumsfähigkeit zeigte als die Unterseite, tritt dieses Verhältniss unter denjenigen bilateralsymmetrischen Sprossen, welche schon in der Knospe in horizontaler Richtung angelegt werden, zienmlich häufig auf. Bei der Besprechung des Einflusses der Belastung komme ich noch auf diese Erscheinung zurück.

Heliotropismus.

Indem ich, wie im vorigen Abschnitt und aus denselben Gründen für die Beschreibung des benutzten Apparates, die Methode der Untersuchung, die Deutung der beobachteten Krümmungen und die Einrichtung der Tabelle auf die entsprechende Abtheilung über den Heliotropismus der Blätter verweise, schreite ich zugleich zu der Mittheilung der Versuche und zu der Betrachtung ihrer Resultate.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
				A. Inflorescenz-Zweige.						
Physiospermum aquilegifolium	13	—	—	−16	9	−7	4.0	4.5	0.5	Ganz.
Levisticum officinale	13	15	−19	−22	22	0	2.0	3.0	1.0	„
Crambe cordifolia	10	—	—	−11	11	0	3.0	3.0	0	Obere Hälfte.
Brassica nigra	15	—	−9	−11	8	−6	3.5	3.0	−0.5	Obere zwei Drittel.
				B. Aufsteigende Zweige.						
Calendula arvensis	16	—	—	−7	7	0	6.0	6.5	0.5	3 Cm. des mittleren Theils.
Asperugo procumbens		—	—	−4	3	−1	5.5	5.5	0	3 Cm. des mittleren Theils.
				C. Ausläufer und ausläuferartige Gebilde.						
Lithospermum purpureo-coeruleum		18	−12	−14	−14	0	3.0	2.0	1.0	10 Cm. lange Spitze.
Fragaria grandiflora	9	5	−11	—	24		7.0	7.0	0	Letztes Internodium
Convolvulus arvensis		4	−6	—	—		2.5	2.5	0	10 Cm. lange Spitze.
Polygonum aviculare		10	−7	—	—		3.0	4.5	1.5	10 „ „ „
Lysimachia Nummularia		8	−7	—	—		0.5	1.0	0.5	10 „ „ „

Es ergiebt sich, dass in vielen Fällen kein Einfluss des Heliotropismus bemerklich war, dass dieser zumal bei den Ausläufern ganz fehlte, dass in den übrigen Fällen der Heliotropismus immer ein positiver war, und dass er in keinem Falle den Einfluss der Epinastie überwand. Hyponastische Sprosse sind nicht untersucht worden. Wie man sieht, stimmen diese Ergebnisse gänzlich mit den bei den Blättern gewonnenen überein.

Kein Einfluss des Heliotropismus zeigte sich bei den mit Ausläufern und ausläuferartigen Gebilden gemachten Versuchen. Vergleicht man aber was hierüber schon im historischen Theile mit-

getheilt wurde, so ergiebt sich, dass für diese Gebilde bei direktem Sonnenlicht negativer Heliotropismus entweder nachgewiesen (Lysimachia, Fragaria) oder doch sehr wahrscheinlich ist (Polygonum).

Belastung.

Einige über den Einfluss der Entfernung der Blätter angestellten Experimente theile ich in der Tabelle mit, für deren Einrichtung ich, ebenso wie für die Methode der Untersuchung, auf den Abschnitt über die Belastung bei den Blättern (Seite 181) verweise. Ebenso wie dort wurden belastete (Spalte A) und unbelastete (Spalte B) Zweige verglichen, die Lage war in allen eine normale horizontale.

Arten.	Totallänge d. Organs, in Cm.	Krümmungsradien in Cm. beim Anfang.		Krümmungsradien in Cm. am Ende.			Wachsthum während des Versuchs, in Mm.			Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils.
		A	B	A	B	Diff.	A	B	Diff.	
Rubus fruticosus		—	—	24	23	—1	5.5	5.5	0	20 Cm. lange horiz. Spitze der Sprosse.
Celtis australis	14	—	—	—	7		1.0	1.0	0	4 Cm. der Spitze der horiz. Aeste.
Evonymus verrucosus		—	—	—	11		1.0	0.5	—0.5	Ganze horizontale Aeste.
Taxus baccata	6.5	—	—	—	7		2.0	1.5	—0.5	Untere Hälfte horizontaler Aeste.
Abies Pichta	10	—	—	—	10		0.5	1.5	1.0	Ganze horizontale Aeste.

Der Versuch mit Rubus zeigt nur einen geringen Einfluss der Belastung; die übrigen aber, angestellt mit Arten, deren horizontale Zweige hyponastisch sind, zeigen deutlich, wie das Gewicht der Blätter grade genügt, um der Hyponastie sammt dem Geotropismus das Gleichgewicht zu halten.

Torsionen.

Nach dem, was ich früher über die Torsionen der Blätter mitgetheilt habe, lässt sich mit Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass auch bei den horizontalen Sprossen eine auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsionen ist. Ich habe über diesen Gegenstand zwar nur wenige Versuche gemacht, doch bestätigen diese meine Vermuthung völlig.

Horizontale Aeste von Ulmus campestris, Celtis australis, Rhodotypus kerrioides u. A. habe ich im Freien, ohne sie von der Pflanze

zu trennen, in horizontaler aber inverser Lage befestigt, nachdem ich bei einigen die Blätter an dem freien wachsenden Theile bis auf die Endknospe entfernt hatte. Die so behandelten Zweige krümmten sich aufwärts, zeigten aber keine Torsionen. Dagegen tordirten sich ebenso befestigte Zweige dieser Arten, deren Blätter nicht entfernt waren, und suchten dadurch ihre morphologische Oberseite oben zu stellen. Wie hier die Blätter auf der einen Seite ein Uebergewicht bilden, und so die Ursache der Torsion darstellen, ist aus dem Hergang der Torsion leicht ersichtlich. Es erheben sich nämlich zuerst die Blätter auf beiden Seiten durch geotropische und epinastische Krümmungen, da aber diese Krümmungen nicht völlig gleich stark sind, wird des mechanische Moment der Last auf der einen Seite bald grösser als auf der andern, und die Ursache der Torsion ist gegeben.

Dass auch in vielen andern Fällen eine auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache von Torsionen von Sprossen ist, sowohl wenn diese bei Ausschluss des Lichts stattfinden, als wenn sie durch einseitige Beleuchtung hervorgerufen werden, dafür spricht der Umstand, dass ich in meinen, in den drei vorhergehenden Abtheilungen mitgetheilten Versuchen ebensowenig wie bei den entsprechenden Versuchen mit Blättern jemals eine Torsion beobachtet habe.

Es ist hier der Ort, einen Fall mitzutheilen, wo in der natürlichen Entwickelung der betreffenden Arten entstehende Torsionen die nämliche Ursache haben, wie die bisher betrachteten. Die horizontalen Aeste vieler Sträucher mit decussirten Blättern stellen ihre Blätter in horizontaler Ebene zweireihig, und zwar dadurch, dass jedes Internodium eine Torsion von bis 90° erleidet. Die Richtung dieser Torsion wechselt in den aufeinander folgenden Internodien regelmässig ab. Eine ins Einzelne gehende Beschreibung dieser bekannten Erscheinung gab Frank [1]), der auch solche Zweige von Deutzia scabra sich im Dunkeln entwickeln liess, und fand, dass unter diesen Umständen die (etiolirten) Internodien ebenso gut ihre Torsionen vollendeten. [2]) Frank schliesst aus diesem Versuche richtig, dass die Schwere die Ursache dieser Torsionen ist, meint aber, dass man es mit einer direkten Einwirkung der Schwere auf die Internodien zu thun hat. Dem ist nun aber nicht so, wie meine hierüber gemachten Versuche sehr einfach zeigen.

1) Dr. A. B. Frank, die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870. S. 15—17.

2) l. c. S. 40.

An horizontalen Zweigen von Philadelphus hirsutus und Deutzia crenata entfernte ich die beiden Blätter eines Blattpaares, das soeben aus der Knospe hervortrat; das sie bildende Internodium hatte noch nicht angefangen, sich zu tordiren. Während der Entwickelung erlitt es nun keine Torsion, so dass, nachdem es völlig ausgewachsen war, die beiden Blattnarben der abgeschnittenen Blätter noch vertikal über einander standen, und ihre Verbindungslinie diejenige der Insertionspunkte der Blätter des vorhergehenden Paares rechtwinklig kreuzte. Hierdurch stand das nächstjüngere Blattpaar von vorne herein horizontal und sein Internodium erlitt also auch keine Torsion. An mehreren horizontalen Zweigen von Rhodotypus kerrioides entfernte ich sämmtliche Blätter von drei aufeinanderfolgenden Internodien, deren ältestes eben aus dem Knospenzustande heraustrat; nachdem sie völlig erwachsen waren und die ältesten in der Knospe gelassenen Blätter sich völlig entfaltet hatten, war in keinem der vier jetzt nicht von einander getrennten Internodien eine Torsion eingetreten; die Blattnarben standen noch völlig decussirt.

Bei den drei genannten Arten entfernte ich an mehreren horizontalen Zweigen das obere Blatt eines Blattpaares, das vor kurzer Zeit aus dem Knospenzustande herausgetreten war; das sie biegende Internodium hatte schon einen kleinen Theil seiner normalen Torsion ausgeführt. Das Gewicht des unteren sich entwickelnden Blattes hob aber diese Torsion wieder auf; dieses Blatt stand, als es völlig ausgewachsen war, senkrecht unter der Narbe des entfernten Blattes, also mit dem vorhergehenden Blattpaare decussirt. Wiederholte ich diesen Versuch genau ebenso, aber entfernte ich das untere Blatt statt des oberen, so trat eine sehr bedeutende Torsion (von etwas über 90°) ein.

Die Versuche wurden an den Pflanzen selbst, ohne Abschneiden der Versuchszweige, und ohne Verdunkelung vorgenommen. Es geht aus ihnen hervor, dass das obere Blatt entweder ein grösseres Gewicht, oder doch ein grösseres mechanische Moment hat, als das untere, und dass die hierdurch entstehende, auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsion ist.

VI. DIE RESULTATE.

In den vorigen Abtheilungen habe ich es versucht, die hauptsächlichsten Ursachen empirisch kennen zu lernen, deren Zusammenwirken die jedesmalige Richtung der bilateralsymmetrischen Pflanzentheile bestimmt. Ich habe diese Ursachen nur in qualitati-

ver Hinsicht untersucht; für eine vollständige Erklärung der in der Natur beobachteten Erscheinungen müsste man sie selbstverständlich auch ihrer relativen Grösse nach kennen. So z. B. bei der Erklärung der horizontalen Richtung der Ausläufer der Erdbeeren. Diese sind, wie ich gezeigt habe, negativ geotropisch und negativ heliotropisch; ihre Epinastie ist, wenn sie besteht, jedenfalls eine sehr geringe. Zu der Erklärung kann man nun annehmen, dass der Geotropismus und der Heliotropismus (wenn man die Epinastie vernachlässigt) in ihnen gleich stark sind: das heisst, dass sie, jeder für sich, in gleicher Richtung auf die Ausläufer einwirkend, Krümmungen hervorrufen würden. In der Natur wirken sie in entgegengesetzter, aber nach dieser Annahme gleich starker Weise auf die horizontalen Ausläufer; demzufolge ändern diese ihre Richtung nicht, sondern wachsen immer horizontal weiter. Man sieht aber, dass die genannte Annahme keine experimentell nachgewiesene ist, sondern dass hier nur die qualitativen Ergebnisse der Untersuchung der zu erklärenden Thatsache auch quantitativ angepasst sind.

Von einer Theorie der Ursachen der Richtung nicht-vertikaler Pflanzentheile können also bis jetzt nur einige Grundzüge angegeben werden. Die Grundlage zu einer solchen bilden zwei Hauptsätze, deren erster auch für die vertikalen Organe gilt. Dieser erste Satz ist der, dass alle natürlichen Richtungsänderungen der Pflanzentheile in dem relativen Längenwachsthume der verschiedenen Seiten und Schichten der sich krümmenden resp. tordirenden Theile verursacht werden. Der zweite ist der schon von den älteren Forschern angenommene Satz: Die Richtung nicht-vertikaler Pflanzenorgane wird durch das Zusammenwirken verschiedener inneren und äusseren Wachsthumsursachen verursacht.

Die meisten nicht-vertikalen Pflanzentheile sind schon bei ihrer Anlage nicht vertikal, sie besitzen eine physikalische Oberseite und Unterseite. In einigen Fällen bestimmt diese Lage allein die Ausbildung der anatomischen Oberseite und Unterseite (z. B. bei den Seitensprossen der Coniferen); bei vielen Pflanzen aber wird die Orientirung des bilateralen Organes durch die bei seiner Entstehung eingeschlagene Richtung in Bezug auf die Mutterachse bestimmt (Seitenknospe der horizontalen Aeste vieler Laubhölzer und der Seitenzweige der Cupressineen, Lateralität der Begonien.[1]) Ist einmal die Bilateralität vorhanden, so wird durch sie meistens ein beträchtlicher Einfluss auf die Richtung des Pflanzentheils aus-

1) Sachs, Lehrbuch d. Botanik. 2. Aufl. S. 185. 188.

geübt, indem die Wachsthumsfähigkeit der anatomisch verschiedenen Seiten eine verschieden starke sein kann. Dieser Einfluss bestimmt, combinirt mit der Wirkung jener Kräfte, welche die Richtung der vertikalen Pflanzentheile bestimmen (Licht und Schwere), die Richtung bilaralsymmetrischer Organe; und indem die relative Grösse dieser verschiedenen richtenden Ursachen eine verschiedene sein kann, schlagen die verschiedenen Organe bald diese, bald jene Richtung ein.

Was ich über die verschiedene Wachsthumsfähigkeit der Ober- und Unterseite und über die Wirkung äusserer Kräfte in Bezug auf die Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile im Vorhergehenden Thatsächliches ermittelt habe, will ich jetzt noch einmal kurz zusammenfassen.

Die Wachsthumsfähigkeit der Oberseite und der Unterseite bilateralsymmetrischer Pflanzentheile ist eine ungleich starke; diese Ungleichheit ist aber je nach den Arten und Organen mehr oder weniger stark ausgeprägt. Demzufolge würde ein solches Organ, wenn alle äusseren Umstände allseitig gleichmässig einwirken, sich in seiner Medianebene krümmen. Man bekommt solche Krümmungen am Einfachsten, wenn man ein Organ von allen morphologisch verschiedenen mit ihm verbundenen Theilen trennt, und es dann in vertikaler Stellung in einem dunklen feuchten Raum aufstellt.

Eine grössere Wachsthumsfähigkeit der Oberseite als der Unterseite — Epinastie — zeigen fast alle Blatttheile und Blattrippen, die Seitenzweige der Infloreszenzen, einige Ausläufer und viele horizontale Aeste; diese krümmen sich also in der soeben erwähnten Stellung mit der Oberseite convex.

Eine geringere Wachsthumsfähigkeit der Oberseite als der Unterseite — Hyponastie — zeigen einige wenige Blattrippen und mehrere horizontale Aeste. Sie krümmen sich also in der oben erwähnten Stellung und unter den dort angegebenen Umständen mit der Oberseite concav.

Die meisten Blattrippen sind in der Jugend hyponastisch und werden erst bei dem Hervortreten aus dem Knospenzustande epinastisch; die epinastische Differenz steigt allmählig, bis sie kurz vor dem Ende des Wachsthums wieder geringer wird und endlich erlischt, und das Blatt seine im entwickelten Zustande normale Stellung erreicht hat. In den Blättern, deren Mittelrippe unten sehr kräftig ist, schreitet dieses Erlöschen allmählig von der Basis bis an die Spitze der Rippe hinauf. Die Knospenlage der Blätter wird durch das

stärkere Wachsthum ihrer Hinterseite, das Verlassen dieser Lage durch ein gesteigertes Wachsthum der Vorderseite verursacht. Ein sehr anschauliches Beispiel für die Hyponastie der Blätter in der Jugend, für die spätere Epinastie, und für das Aufhören der epinastischen Differenz vor dem Ende des Wachsthums liefern auch die von den Blättern der Farrnkräuter gemachten Nutationen.

Die äusseren, auf die Richtung der bilateralsymmetrischen Pflanzentheile einwirkenden Ursachen sind das Licht und die Schwere.

Der Heliotropismus ist meistens nur ein geringer, und zwar, wo er bei den Blattstielen und Rippen beobachtet wurde, immer ein positiver; bei den nicht-vertikalen Sprossen kommt sowohl positiver als negativer Heliotropismus vor. Der Einfluss des Lichts auf die Blätter und auf die positiv-heliotropischen bilateralsymmetrischen Sprosse macht also ihre epinastischen (resp. hyponastischen) Krümmungen geringer, wenn diese gegen das Licht convex sind, verstärkt sie aber, wenn sie gegen das Licht concav sind.

Die Schwere wirkt in doppelter Weise. Einmal beeinflusst sie direkt das Wachsthum (Geotropismus). Dann aber beeinflusst sie es indirekt, da das Gewicht der an den betreffenden Organen frei schwebenden Theile diese passiv hinnabbiegt, und durch diese Zerrung das Wachsthum auf der Oberseite gefördet, auf der Unterseite aber beeinträchtigt wird (Belastung).

Der Geotropismus ist bei den untersuchten bilateralsymmetrischen Organen immer der negative, der auch den aufrechten Stengeln eigenthümlich ist. Er vermindert also die epinastischen Krümmungen bei der natürlichen Stellung oder führt sie sogar in die entgegengesetzte über, und verstärkt die hyponastischen.

Die Belastung biegt die Pflanzentheile herab; das durch sie beeinflusste Wachsthum sucht die neue Richtung dauernd zu machen. Der Einfluss der Belastung auf die Richtung der Pflanzentheile ist in vielen Fällen ein geringer, in vielen anderen aber ein mehr oder weniger beträchtlicher. Sehr wesentlich ist er z. B. bei stark beblätterten, biegsamen, horizontalen Aesten von Bäumen und Sträuchern; die Entfernung der Blätter hat bei diesen zunächst eine plötzliche Aufwärtskrümmung durch Elasticität zufolge (z. B. bei Corylus), dann aber wird diese Krümmung durch Geotropismus, in vielen Fällen auch durch Hyponastie nachträglich noch vergrössert (z. B. Abies).

Die auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung kann in stark wachsenden, nicht-vertikalen Pfanzentheilen Torsionen verusachen, welche durch das Wachsthum dauernd und immer grösser gemacht

werden. In allen von mir untersuchten Fällen, worin Pflanzentheile aus künstlichen unnatürlichen Lagen durch Torsion die natürliche Stellung wieder zu erreichen suchen, müssen die Torsionen dieser Ursache zugeschrieben werden. Der einfache anschauliche Beweis dafür ist der, dass die gleichen Theile unter gleichen Umständen sich nicht tordiren, wenn durch Entfernung der Belastung zugleich das einseitige Uebergewicht entfernt worden ist.

Bei horizontalen Zweigen mit decussirten, nachträglich zweireihigen Blättern werden die Torsionen der Internodien, welche in der Natur zu dem Erreichen der zweizeiligen Stellung der Blätter dienen, dadurch verursacht, dass jedesmal das obere Blatt, dessen Medianebene fast niemals genau mit der vertikalen Ebene der Sprosse zusammenfällt, ein grösseres mechanisches Moment besitzt, als das untere; entfernt man vor dem Eintreten der Torsion das obere Blatt oder auch beide Blätter eines Blattpaares, so unterbleibt die Torsion in dem sie tragenden Internodium.

Auf die Bewegungen der Rippen hat die Anwesenheit der Spreite einen Einfluss, der immer dahin zielt, diese Bewegungen geringer zu machen oder ganz zu verhindern. Isolirte Rippen krümmen sich unter gleichen Umständen stärker als die ganzen Blätter. Eine Folge hiervon ist es, dass ein auf beiden Seiten verschiedenes Wachsthum der Rippe Spannungen zwischen dieser und der Spreite hervorruft, deren Anwesenheit man leicht dadurch beweisen kann, dass die Rippe sich bei dem Isoliren aus der Spreite krümmt. Da die meisten Blätter epinastisch sind, sind diese letztgenannten Krümmungen in den meisten Fällen nach hinten concav.

Durch Combination dieser verschiedenen Ursachen oder einiger derselben wird man sich leicht, in jedem einzelnen Falle, wenigtens eine ungefähre Erklärung von der Richtung eines bilateralsymmetrischen Organes bilden können. Man muss aber beachten, dass auch die Richtung, welche das Organ bei seiner Anlage hat, und die Richtungsänderung, welche seine Insertionsfläche möglicherweise während seiner Entwickelung erfährt, einen Einfluss auf die betrachtete Richtung haben. Weiter kann die epinastische oder hyponastische Differenz an morphologisch verschiedenen Stellen der Organe eine ungleiche Grösse besitzen (so z. B. ist sie an der Basis und der Spitze vieler Blattstiele längere Zeit grösser als in der Mitte) und hängt die relative Grösse der verschiedenen hier angeführten Kräfte von der Natur und dem Alter des Organs ab.

Um Richtungen zu erklären, zu deren Erreichung Torsionen mitgedient haben, genügt es meist nicht, den Endzustand zu kennen, weil vielfach die Krümmungen, welche anfangs die einseitige Ueberbelastung verursachten, später, nachdem die durch sie hervorgerufene Torsion das Organ in eine andere Lage gegen die äusseren Kräfte gebracht hat, durch diese wieder aufgehoben oder durch neue Krümmungen unkenntlich gemacht werden können.

(*Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg I, Heft 2,1872, p. 223*).

OVER DE BEWEGINGEN VAN RANKEN EN SLINGERPLANTEN [1]).

Het is een algemeen bekend verschijnsel, dat ranken en de jongste overhangende toppen van rechtopgroeiende stengels van slingerplanten rondgaande bewegingen maken en daardoor kans hebben met eenig steunsel in aanraking te komen. Wordt na korter of langer tijd werkelijk een steunsel bereikt, en belet dit de voortzetting der rondgaande beweging, zoo ziet men dat de rank of de stengel het steunsel omslingert. Deze omslingering gaat bij beiden van het punt der eerste aanraking naar den top van het orgaan toe steeds voort; de top der slingerende stengels groeit daarbij voortdurend in de lengte, en de stengel slingert zich dientengevolge zoo lang om het steunsel, tot hij het uiteinde er van bereikt heeft.

De bewegingen dezer beide organen vervullen dezelfde rol in het leven der plant: zoowel door het slingeren der stengels, als door de vasthechting der ranken, kunnen zich deze planten, wier stengels meestal zeer dun en slap zijn, om of tusschen dunne voorwerpen omhoog heffen, en zoo ook dáár haar bladen door het volle daglicht doen beschijnen, waar haar dit zonder deze eigenschap niet mogelijk zou zijn.

De groote overeenkomst in de bewegingen van ranken en slingerplanten is de aanleiding geweest, dat men beide aan een zelfde oorzaak toegeschreven heeft. Von Mohl zocht in zijne klassieke onderzoeking *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen* (1827) die oorzaak in een prikkelbaarheid dezer organen, ten gevolge van welke een geringe, doch aanhoudende eenzijdige drukking een verschil in weefselspanning in de aangeraakte en de tegenoverliggende zijde zou veroorzaken, en wel zoodanig, dat op de niet aangeraakte zijde een sterker verlenging kon plaats vinden, dan op de aangeraakte zijde. Een dergelijk verschil in spanning moet noodzakelijk een kromming van de rank en de slingerplant om het

---

1) De uitvoerige beschrijving der proeven, waaruit ik de hier medegedeelde resultaten afleid, zal onder de titels: „*Ueber das Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken*" en „*Zur Mechanik der Bewegungen der Schlingpflanzen*", in het derde stuk der door Prof. Sachs uitgegeven „*Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg*", gepubliceerd worden.

aangeraakte voorwerp, verondersteld dat dit dun genoeg is, ten gevolge hebben.

Deze opvatting werd door von Mohl voor de ranken door proefondervindelijke bewijzen gestaafd, en was voor de slingerplanten de eenige verklaring, welke een duidelijk verband deed zien tusschen het winden en de overige bewegingen dezer planten, zooals ze door hem werden beschreven. von Mohl achtte zijne verklaring dan ook voor beide gevallen even geldig en even goed bewezen; zijne meening werd weldra ook door anderen aangenomen, en is thans de heerschende geworden; zij wordt o. a. door Oudemans in zijn *Leerboek der Plantenkunde*, II, pag. 786, en door Sachs in zijn *Lehrbuch der Botanik*, 2e Aufl. S. 566, 568, gevolgd.

De belangrijke onderzoekingen, die in de laatste jaren door Sachs en anderen omtrent den lengtegroei van plantenorganen gedaan zijn, gaven mij aanleiding den lengtegroei van ranken en slingerplanten bij hare krommingen na te gaan. Het was toch waarschijnlijk, dat deze krommingen, even als zoovele andere gelijksoortige verschijnselen in het plantenrijk, groeiverschijnselen zouden zijn, en eenvoudig door een verschil in lengtegroei der beide zijden veroorzaakt zouden worden. Mijne onderzoekingen bevestigden dit vermoeden geheel en al. Daarbij vond ik echter, dat de overeenkomst tusschen de bewegingen van ranken en slingerplanten slechts een schijnbare is, en dat in werkelijkheid beide van geheel verschillende oorzaken afhangen.

Voor de ranken bevestigde zich daarbij de meening van von Mohl, voor de slingerplanten niet. Dientengevolge kon ik bij de ranken terstond overgaan tot het onderzoeken van de betrekking der aanraking tot de daardoor veroorzaakte krommingen, en tot de meting van den lengtegroei der verschillende zijden der zich krommende organen. Bij de slingerplanten bleek het mij, dat er geen prikkelbaarheid bestaat, doch dat het winden door de samenwerking van verschillende, ook onder andere omstandigheden in de plant werkzame krachten, veroorzaakt wordt; de tijd ontbrak mij echter om mijne proeven zoolang voort te zetten, totdat een volledige verklaring gevonden zou zijn. Ik beschouw mijne onderzoekingen in dit opzicht ook geenszins als afgesloten.

I. *Ranken.* Ranken zijn symmetrische organen; haar bovenzijde bezit andere eigenschappen dan haar onderzijde en de beide kanten. Dit blijkt o. a. duidelijk, wanneer een rank gedurende de geheele periode van haar groei geen steunsel vindt om zich om te winden. Kort voor het einde van haar groei rolt zij zich in een vlakke spiraal

of in een schroeflijn op, waarbij steeds de bovenzijde convex wordt. De oorzaak hiervan is, dat, terwijl de onderzijde zich niet meer verlengt, de bovenzijde krachtig in de lengte groeit. Niet zelden is de groei der bovenzijde zoo sterk, dat daarbij de onderzijde passief tezamengedrukt en verkort wordt. Daarenboven zijn ranken, met weinige uitzonderingen, niet op de bovenzijde prikkelbaar. Raakt de bovenzijde een steunsel aan, zoo heeft dit geen kromming ten gevolge; raakt de onderzijde, of (bij vele ranken) een der beide kanten een steunsel aan, zoo buigt zich de rank aan de aangeraakte zijde concaaf. Deze buiging kan zoo sterk zijn, dat zelfs om dunne draden windingen ontstaan, welke deze over de geheele lengte harer concave zijde aanraken. Voor het onstaan dezer buigingen is bij de meeste ranken niet anders noodig, dan een eenigszins aanhoudende aanraking van een der prikkelbare kanten, gepaard met een zeer geringe drukking. Bindt men om eene krachtige rank een dunnen draad, zoodat de rondgaande beweging der rank niet verhinderd wordt, zoo buigt zich in weinige uren de rank in een scherpen hoek, op de plaats waar de draad zich bevindt, waarbij weder de onderzijde concaaf wordt. Is de zoo uitgeoefende drukking zeer gering, of werkt zij slechts tijdelijk, zoo strekt de rank zich later weêr. Niet zelden gaat ook na het verwijderen van den prikkel de kromming eenigen tijd voort, om later weêr af te nemen. Ook strekt zich de werking van den prikkel dikwijls over een grooter gedeelte der rank, dan de aangeraakte plaats uit, en ziet men de rank zich ter weêrszijde van het steunsel, vooral als dit bewegelijk is, in een meer of minder grooten bocht krommen.

Deze beide laatste feiten bewijzen, dat de ontstaande buigingen niet het rechtstreeksche gevolg van de eenzijdige drukking kunnen zijn, daar zij, noch wat den tijd, noch wat de plaats van haar ontstaan betreft, eenige rechtstreeksche afhankelijkheid of eenige evenredigheid met deze oorzaak vertoonen. Evenzoo geldt dit van de grootte der kromming. Laat men een rank om een niet al te dunnen cylinder windingen maken, en neemt men den cylinder kort na het ontstaan der windingen weg, zoo neemt men waar, dat de diameter der windingen kleiner en haar aantal dus grooter wordt; de rank kromt zich sterker, dan de aanwezigheid van den cylinder dit toeliet.

Het is dus duidelijk, dat de grootte van het zich krommende deel van de rank, de duur en de intensiteit der kromming niet uitsluitend van de eenzijdige drukking afhangen, doch dat inwendige, in de rank aanwezige oorzaken deze verschijnselen teweegbrengen. De

aanraking werkt daarbij echter als prikkel, d. w. z., zij is de aanleiding tot den ongelijken lengtegroei van de beide aan elkander tegenoverliggende zijden.

Behalve de verschijnselen bij den lengtegroei zijn er nog verschillende andere waarnemingen, die voor de prikkelbaarheid der ranken pleiten. Ik bedoel voornamelijk den sterkeren diktegroei, de vollediger anatomische ontwikkeling en de vorming van meer of minder ontwikkelde zuigschijfjes; verschijnselen, die bij de ranken van vele planten, na de aanraking met een steunsel, worden waargenomen, terwijl zij in ranken, welke zich niet om een steunsel winden, geheel of grootendeels achterwege blijven.

Met betrekking tot den lengtegroei van de convexe en concave zijde van de zich om steunsels of vrijwillig krommende deelen van ranken is het duidelijk, dat de convex wordende zijde sterker groeit dan de concaaf wordende. De vraag blijft echter nog over, welke veranderingen de groei van elk dezer beide zijden, op zich zelf beschouwd, ondergaat, m. a. w. hoe zich de groei van elk verhoudt tot den groei, welken zij zonder den prikkel dus rechtblijvende, vertoond zouden hebben.

Om deze vraag te beantwoorden, teekende ik op ranken van Cucurbita Pepo en vele andere planten met Oost-Indische inkt fijne dwarslijntjes, wier afstand juist 1 m.m. bedroeg. Dan liet ik de rank zich om een ijzerdraad of dunnen glazen staaf winden, en bepaalde, nadat zich een of meer windingen gevormd hadden, doch de overige deelen der rank recht gebleven waren, den afstand der merken, onder, in en boven het gekromde deel. In het gekromde deel werd de lengteverandering van de 1 m.m. lange afdeelingen zoowel voor de convexe als voor de concave zijde bepaald. Het resultaat was, dat bij alle krommingen der ranken de lengtegroei der convexe zijde absoluut, en meest zeer aanzienlijk versterkt wordt, dat de lengtegroei der concave zijde echter absoluut verminderd of geheel onderdrukt wordt. Bij geringen groei van de geheele rank vindt zelfs een kleiner worden van de concave zijde plaats. De verlenging van de convexe zijde bedroeg bij deze, dikwijls in weinige uren voltooide krommingen, niet zelden meer dan 100 pCt., de verkorting der concave zijde bereikte in eenige gevallen 30 pCt.

Dezelfde groeiveranderingen werden door Sachs (*Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg,* Heft II, 1872 S. 193) waargenomen bij de kromming van horizontaal gelegde stengels, die zich onder den invloed der zwaartekracht opwaarts richten, en wel deels bij diegenen, welke zich in hun geheele lengte krommen, deels bij de

grasstengels, waarbij deze buigzaamheid tot de aanzwellingen aan de knoopen beperkt is.

II. *Slingerplanten.* De rondgaande beweging van den overhangenden top van nog niet slingerende stengels van slingerplanten wordt niet, zooals von Mohl meende, door een torsie der lagere internodiën veroorzaakt, doch daardoor, dat de top zelf zich telkens naar een andere zijde buigt, waarbij dus telkens een andere kant van het gekromde stengeldeel langer dan de overige kanten is. Deze beweging behoort dus met den naam van roteerende nutatie (Sachs) bestempeld te worden. Plaatst men nu eenig steunsel, b. v. een dunnen glazen staaf, vertikaal naast de plant en wel zoo dicht bij haar, dat de overhangende top na eenigen tijd van zelf dit steunsel bereikt, en daardoor de verdere nuteerende beweging belet wordt, dan slingert de stengel zich om dit steunsel. De richting der daarbij ontstaande schroefwindingen is steeds dezelfde als die der nutatie. Vindt een stengel echter geen steunsel, zoo strekken zich de internodiën, naarmate zij volwassen worden, en tordeeren zich daarbij meer of minder sterk, al naar gelang der soorten. De richting dezer torsie is dezelfde als die van de nutatie en van het winden.

Von Mohl meende nu, dat in slingerende stengels nooit of slechts bij uitzondering een torsie plaats vindt, en dat dus steeds dezelfde zijde van den stengel tegen het steunsel aangedrukt is. Deze zijde zou dan de prikkelbare zijn. Mijne proeven leerden mij echter het tegendeel. Niet alleen trof ik in gewonden stengels in den volwassen toestand vrij algemeen torsiën, en wel in verschillende richtingen, aan; het gelukte mij ook het ontstaan dezer torsiën waar te nemen. Ik teekende daartoe met Oost-Indische inkt een overlangsche lijn aan de buitenzijde van de jongste windingen van verschillende soorten van slingerplanten; na een of meer dagen bevond zich deze lijn niet meer overal aan de convexe zijde, doch beschreef om de as van den stengel een schroeflijn, die in weinige internodiën dikwijls een of twee geheele omgangen bezat. De richting dezer schroeflijn was meest tegenovergesteld aan die der torsiën van niet gewonden stengels derzelfde soorten. Deze en een aantal overeenkomstige proeven bewijzen, dat geen bepaalde zijde steeds de binnenzijde der windingen vormt, maar dat elke zijde daartoe evenzeer geschikt is. Van een eenzijdige prikkelbaarheid kan dus geen sprake zijn. Daarbij vervalt echter te gelijk alle overeenkomst tusschen slingerplanten en ranken, en er is dus eigenlijk geen reden meer om eene prikkelbaarheid aan te nemen.

De vergelijking van vroegere proeven en een aantal nieuwe toon-

den mij, dat de slingerplant slechts dan zich om een steunsel slingert, wanneer dit de nuteerende beweging verhindert. Daaruit ontstond de vraag, of wellicht alleen de verhindering dezer beweging de oorzaak van het winden kan zijn. De volgende proef is zeer geschikt om de juistheid van dit vermoeden te bevestigen.

De overhangende top van een krachtigen stengel van Phaseolus multiflorus bewoog zich, nuteerend, in een vrij zuiveren cirkel van rechts naar links. Ik plaatste nu een dunnen ijzerdraad vertikaal aan de rechterzijde van den overhangenden top, zoodat hij dezen in het toppunt der kromming aanraakte. Door zijn beweging zou de stengel zich dus van dit steunsel vewijderd hebben. Dit belette ik, door voorzichtig den stengel met zeer weinig gom aan den ijzerdraad vast te hechten, waarbij ik zorg droeg, dat slechts ééne zijde (de rechterzijde) met de gom in aanraking kwam. Was de stengel prikkelbaar, dan mocht men het ontstaan van windingen verwachten, in welke de aangeraakte zijde de concave was, en die zich dus om het steunsel wonden. Het tegendeel geschiedde. Er ontstonden windingen in welke de aangeraakte zijde den buitenkant der windingen innam, en welke zich niet om den ijzerdraad, doch naast dezen, om een idealen as vormden. Haar richting was dezelfde als die der onder gewone omstandigheden ontstaande windingen van Phaseolus multiflorus.

Het winden is dus geenszins het gevolg eener prikkelbaarheid der stengels, doch wordt alleen door een verhindering der nuteerende beweging der overhangende toppen veroorzaakt.

Een aantal proeven, in welke ik bij verschillende soorten op de meest verschillende wijzen de nutatie verhinderde, bevestigden deze conclusie; steeds ontstonden schroefwindingen, wier richting en andere eigenschappen onafhankelijk waren van de wijze, waarop de nutatie verhinderd werd, en slechts door inwendige oorzaken bepaald werden.

Ook in hun verderen groei toonen de op dergelijke wijze om een ideale as ontstane windingen een volledige overeenkomst met de om gewone steunsels ontstaande, alleen met dit onderscheid, dat, waar gewone windingen in haar poging zich te strekken door het steunsel verhinderd worden, de eerstgenoemde windingen hierin niet verhinderd worden en volkomen rcht worden, tenzij men een steunsel in haar midden plaatst. Verwijdert men echter het steunsel van gewone windingen, vóórdat deze volwassen zijn, zoo strekken zich ook deze geheel.

Strekt eenige winding zich, bij gemis van steunsel, zoo buigt zich

de nog groeiende top weldra en begint zijn nuteerende beweging, zoodat daardoor het winden opgehouden is, totdat op nieuw de nutatie wordt verhinderd. Is het steunsel echter aanwezig en kan de stengel zich niet geheel strekken, zoo wordt daardoor ook te gelijk de nutatie der jongste deelen belet en deze maken dus voortdurend, om dezelfde reden, schroefwindingen, tot de top van het steunsel bereikt is; dan begint weder de vrije onverhinderde beweging van den stengeltop.

Waarom heeft de verhindering der nutatie het ontstaan van windingen ten gevolge?

Op deze vraag laten mijne onderzoekingen mij nog niet toe een eenigzins voldoend antwoord te geven. Wel gelukte het voor enkele bizondere gevallen aan te toonen, welke oorzaken daartoe medewerken en op welke wijze; doch de toepassing van de hierop gesteunde verklaring op andere gevallen is mij vooralsnog niet gelukt. Ik wensch dus de beantwoording dezer vraag aan latere onderzoekingen over te laten.

(Maandblad voor Natuurwetenschappen 1872 N°. 3).

LÄNGENWACHSTHUM DER OBER- UND UNTERSEITE SICH KRÜMMENDER RANKEN.

Nach den eingehenden Untersuchungen von Sachs über das Längenwachsthum, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Umwinden von Stützen durch Ranken und die Einrollung freier Ranken Bewegungserscheinungen sind, welche durch ein verschiedenes Längenwachsthum der convexen und der concaven Seite verursacht werden. In der vorliegenden Arbeit gehe ich von dieser Ansicht aus; die mitzutheilenden Thatsachen und Zahlen bestätigen sie ausnahmslos. Ferner ist es klar, dass bei dergleichen Krümmungen das Wachsthum auf der convexen Seite stärker ist als auf der concaven; es ist aber noch die Frage zu beantworten, wie sich bei diesen Krümmungen das Wachsthum beider Seiten verhält zu dem Wachsthum derselben Gewebeschichten bei normalen geradem Wuchse. Diese Frage ist derjenigen vollkomen analog, welche sich Sachs in Bezug auf das Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter, sich aufwärtskrümmender Sprosse [1]) stellte. Wie aus dieser Analogie zu erwarten war, wird bei diesen Krümmungen das Wachsthum auf der convexen Seite absolut beschleunigt, dasjenige der concaven Seite absolut verlangsamt; ja bei geringem Totalwachsthum der Ranke wird die concave Seite verkürzt, ähnlich wie dieses von Sachs bei den sich geotropisch krümmenden Grasknoten beobachtet wurde.

Ehe ich zu der Mittheilung der Versuche übergehe, aus denen ich diesen Schluss ziehe, will ich einiges beiläufig Beobachtetes über die Wirkung des Reizes vorausschicken.

Die Reizbarkeit fängt mit wenigen Ausnahmen (Cobaea, Passiflora punctata) ungefähr zu gleicher Zeit mit der Nutation an, wie dieses von Darwin in seiner vorzüglichen Abhandlung über die Bewegungen der Schlingpflanzen [2]) gezeigt wurde. Sie dauert nach demselben Forscher (mit Ausnahme von Echinocytis) bis zur Voll-

---

1) Im II. Hefte der Arbeiten der Botanischen Instituts in Wurzburg, S. 192.

2) Darwin, On the movements and habits of climbing plants. 1865. S. 101. (Separatabdruck aus dem Journ. of the Linn. Soc. Vol. IX p. 1—118. Ein Auszug davon befindet sich in der Flora, 1866. S. 241.

endung des Längenwachsthums der Ranke. Dann bleibt die Ranke, wenn sie keine Stütze gefasst hat, einige Zeit, oft einige Tage unbeweglich (Darwin, S. 93) und rollt sich später in einer flachen Spirale (Cardiospermum und einige Andere) oder, was der gewöhnliche Fall ist, in einer Schraubenlinie zusammen; wobei, wie zuerst von Mohl 1) gezeigt wurde, immer die Oberseite zur convexen Seite wird. Dass bei dem freiwilligen Einrollen und bei dem Umwinden einer Stütze die Windungen nicht spiralig, sondern schraubig sind, rührt einfach davon her, dass die Durchmesser der einzelnen Windungen, welche von der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite abhängen, nicht hinreichend verschieden sind, um die eine Windung in der anderen Raum finden zu lassen. Sollte eine Windung auf der Aussenseite einer früheren, also mit dieser eine ebene Spirale bildend, entstehen, so wird sie sich bei nicht vollkommen symmetrischer Lage bei ihrem Zusammenziehen auf die Seite der früheren Windung stellen. Diese freiwillige Krümmung unterscheidet sich bei den meisten Rankenpflanzen von der durch Reiz veranlassten dadurch, dass sie an der Spitze anfängt und nach der Basis der Ranke hin fortschreïtet, während bei den durch Berührung mit einer Stütze hervorgerufenen Biegungen, die Krümmung an der berührten Stelle anfängt. Sie ist von jedem Reize ganz unabhängig und ist eins des extremsten Beispiele aus der Gruppe der epinastischen Krümmungen.

Die meisten Ranken sind nur auf der Unterseite, oder auf dieser und den beiden Kanten reizbar, die Ranken von Cissus und Cobaea dagegen sind nach Darwin (S. 100) auf allen Seiten reizbar.

Der Einfluss dieser Reize ist ein mehrfacher. Erstens fördern sie das Längenwachsthum der freien Seite in Bezug zu dem der berührten Seite, wodurch die Krümmung an den Berührungspunkten entsteht. Dann aber veranlassen sie ein früheres spiraliges Zusammenziehen des nicht berührten Theils der Ranken, als ohne die Reizung eingetreten sein würde (Darwin, S. 93); bei einigen Arten von Rankenpflanzen tritt dieses spiralige Einrollen nur dann ein, wenn die Ranke sich an eine Stütze befestigt hat (so z. B. Ampelopsis hederacea). Auch auf das Dickenwachsthum und die Lebensdauer der Ranke übt der Reiz einen Einfluss aus. Mehrere Beispiele hierzu findet man in der bereits erwähnten Abhandlung Darwin's; im Folgenden fasse ich nur den ersten dieser Fälle in's Auge.

---

1) Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, 1827. S. 52. —

Um die an der Berührungsstelle in Folge des Reizes entstehenden Krümmungen hervorzubringen genügt bei sehr reizbaren Ranken eine kurz dauernde oder wiederholte Berührung der reizbarsten Strecke, oder ein sehr leichtes aufgesetztes Reiterchen, bei weniger reizbaren Ranken ist eine dauernde Berührung und das damit verbundene Andrücken an die Stütze durch die Nutation zur Krümmung nöthig. Die Krümmungen werden in allen Fällen erst einige Zeit, bisweilen nur einige Minuten, nachdem der Reiz zu wirken angefangen hat, sichtbar. Ist der Reiz nur schwach, oder war seine Dauer nur kurz, so gleichen sich diese Krümmungen später wieder aus.

Starke Erschütterungen verursachen in den Ranken ähnliche Krümmungen, wie in anderen, in die Länge wachsenden Pflanzentheilen, wobei immer die beim Stoss zuerst und am stärksten concav gekrümmte Seite concav bleibt [1]); diese Krümmungen sind aber nicht scharf an einer Stelle, wie die Reizkrümmungen, sondern erstrecken sich gleichmässig über einen grossen Theil der Ranke. Eine merkwürdige Folge starker Erschütterungen bei den Ranken ist die folgende Erscheinung. Ich schlug mit einem dünnen Holzstab ziemlich stark auf die Unterseite, ungefähr in der Mitte ihrer Länge, kräftig wachsender noch grade gestreckter Ranken mehrerer Arten (Cucurbita Pepo, Melothria scabra, Passiflora gracilis, Momordica Charantia). Demzufolge machten sie nicht nur in ihrer ganzen Länge die erwähnte Erschütterungskrümmung, sondern fingen allmählig an sich von ihrer Spitze ab spiralig einzurollen, wobei die Oberseite zur convexen Seite wurde. In einer halben bis einer ganzen Stunde erreichten sie das Maximum dieser Krümmung (bei Passiflora und Melothria etwa zwei Windungen), behielten diese Windungen dann einige Zeit hindurch und streckten sich später wieder grade. Schlug ich auf dieselbe Weise auf die Mitte der Oberseite, so beobachtete ich die nämliche Erscheinung, nur in geringerem Grade. Auch hier wurde die Oberseite zur convexen Seite der Spirale.

In einigen Fällen beschränkt sich die Wirkung des Reizes auf die direct berührte Stelle; indem diese sich krümmt, wird ein angrenzender Querschnitt mit der Stütze in Berührung gebracht, und so windet sich die Ranke allmählig an der Stütze weiter, während die nicht berührten Theile der Ranke ganz grade bleiben. In den gewöhnlichen Fällen windet sich die Ranke auf diese Weise nur von dem Berührungspunkte bis zur Spitze, nicht aber nach der

1) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik 3. Aufl. S. 693.

Basis hin, einfach weil diese und die Stütze befestigt sind. Ist die Stütze beweglich, so windet die Ranke sich auch von dem Berührungspunkte abwärts um die Stütze. Ich brachte Ranken von Kürbissen in Berührung mit Hohlcylindern aus dünnem Papier gemacht, deren äusserer Durchmesser etwa 6 Mm. betrug. Die Papierrollen waren über Glasstäbe geschoben, und nachdem die Ranken eine oder mehrere Windungen auf der Rolle gemacht hatten, wurde der Glasstab entfernt, wobei die Rolle an der Ranke hangen blieb. Vorher wurde mit Tusche die Stelle auf der Ranke bezeichnet, mit der sie mit den Papier in Berührung kam. Jetzt krümmten sich die Ranken von diesem Berührungspunkte abwärts, nach ihrer Basis hin, und bildeten noch einige weitere Windungen auf der Papierrolle. Wenn letztere bei diesen Versuchen nicht zu schwer ist, besitzen später alle Windungen, auch die der Rolle nicht anschliessenden dieselbe Richtung; ist die Rolle aber schwerer, so tritt eine Aenderung der Richtung der Spirale aus demselben Grunde ein, aus welchem diese bei Ranken auftritt, welche eine Stütze umschlungen haben und sich nachher spiralig aufrollen. Wenn Ranken sich um einen, durch ein kleines Gewicht vertikalgespannten Faden schlingen, beobachtet man das nämliche: Erst bildet die Ranke von dem Punkte, wo sie den Faden berührt, aufwärts gegen ihre Spitze Windungen um den Faden herum, dann aber auch einige abwärts gegen ihre Basis, wodurch der Faden gegen die Pflanze hingezogen wird, und ihr oberer Theil also, anstatt der vertikalen eine schiefe Richtung einnimmt. Ich beobachtete diese schiefe Stellung des Fadens während der den Faden nicht berührende Theil der Ranke noch ganz war und die Vermehrung der Windungen nach der Basis hinzu sehr deutlich bei Kürbissen und bei Passiflora gracilis. Wenn der Theil des Ranke zwischen dem Faden und der Basis der Ranke sich spiralig einzurollen anfängt, wird der Faden selbstverständlich noch mehr auf die Seite gezogen. Diese einfachen Versuche zeigen, dass die durch den Reiz entstehenden Krümmungen sich sowohl gegen die Basis der Ranke als gegen ihre Spitze fortpflanzen.

In vielen Fällen, zumal bei älteren Ranken, erstreckt sich die durch den Reiz hervorgerufene Krümmung nicht nur auf den berührten Querschnitt, sondern sogleich auf eine grössere oder geringere Strecke oberhalb und unterhalb dieser Stelle. Die Verschiedenheit des Längenwachsthums der Oberseite und der Unterseite wird also hier auf längeren, nicht berührten Strecken einfach dadurch ausgelöst, dass an einem einzelnen Punkte die Berührung

erfolgt. Sehr deutlich beobachtet man dieses, wenn man um Kürbisranken innerhalb der reizbaren Stelle einen dünnen Faden bindet und dadurch einen geringen allseitigen Druck auf die Ranke ausübt. Die Ranke krümmt sich diesem Reize zufolge mit der Unterseite concav und zwar erstreckt sich die gebogene Stelle etwas nach beiden Seiten über den Faden hinaus. Nach einigen Stunden gleicht sich bei günstiger Temperatur diese Krümmung wieder aus. Einen weiteren Beweis für die Verbreitung der Wirkung des Reizes nach beiden Seiten gab mir folgender Versuch. Die Mitte der reizbaren Stelle einer noch geraden Kürbisranke klemmte ich zwischen zwei dünnen und schmalen, etwa 1 Cm. langen Korkplättchen ein, und zwar so, dass das eine Plättchen der Unterseite, das andere der Oberseite der Ranke anlag. Mittelst eines Fadens drückte ich beide Plättchen an die Ranke an und hing sie an einem langen Faden auf um durch ihr Gewicht der Ranke nicht zu schaden, aber ohne dadurch die Beweglichkeit dieser wesentlich zu beeinträchtigen. Zwischen den Korkplatten konnte sich die Ranke selbstverständlich nicht krümmen, aber auf den beiden Seiten der gepressten Stelle enstand in einigen Stunden eine Krümmung, welche sich auf 5 resp. 4 Mm. erstreckte und deren Concavität den Kork nicht berührte. Die Krümmung bildete auf der Spitzenseite einen halben Kreisbogen, auf der anderen Seite etwas mehr als ein Viertel eines Kreises. Später verstärkten sich diese Krümmungen zumal auf der Seite der Spitze, wodurch sich die Ranke den Korkplatten anlegte und sich um diese weiter herumschlang. Eine allgemeine und leicht zu beobachtende Thatsache ist es weiter, dass Ranken, deren reizbare Stelle mit einer sehr dünnen Stütze in Berührung kommt, um diese herum eine oder mehrere Windungen machen, ohne sich ihr fest anzulegen, während diese Windungen erst später sich verengern und also der Stütze auf allen Seiten anschliessen. Auch sieht man in solchen Fällen den jüngeren Theil der Ranke von dem gereizten Punkte gegen die Spitze hin sich in einem weiten Bogen krümmen, während die Spitze selbst noch grade bleibt. Eine andere, hierher gehörige Erscheinung ist es, dass die Spitzen solcher Ranken, welche eine sehr dicke Stütze umschlungen haben, oft neben der Stütze einige engere Windungen machen. Auch diese Windungen schreiten von der gereizten Stelle gegen die Spitze hin, und sind also als eine Reizerscheinung zu betrachten, da bekanntlich die ohne Reiz, am Ende des Wachsthums entstehenden Windungen immer an der Spitze selbst anfangen. Auch die Thatsache, dass kurze Zeit nachdem die Spitze einer Ranke eine Stütze umschlungen

hat, das spiralige Einrollen in den älteren Theilen der Ranken, von dem gereizten Punkte abwärts erscheint, während er ohne die Reizung noch in längerer Zeit nicht würde stattgefunden haben, kann als Folge einer Verbreitung der Wirkung des Reizes betrachtet werden. Dass hierbei die Richtung der Spirale nicht auf der ganzen Länge der Ranke die nämliche ist, wie bei den sich freiwillig einrollenden Ranken, sondern an einer oder mehreren Stellen abwechselt, wurde schon von Mohl beobachtet und als eine geometrische Nothwendigkeit betrachtet (Mohl, l. c. S. 79), später aber von Darwin (l. c. S. 96) der diese Stelle in Mohl's Abhandlung nicht gelesen zu haben scheint, ausführlicher erklärt und an Beispielen als mechanisch nothwendig erläutert.

Darwin hat (l. c. S. 100) durch hübsche Versuche gezeigt, dass Ranken, welche durch eine unbedeutende und kurzdauernde Reizung eine Krümmung an der gereizten Stelle gemacht haben, später nachdem der Reiz zu wirken aufgehört hat, die Krümmung ausgleichen und sich wieder grade strecken. Ich wiederholte seine Versuche mit verschiedenen Arten von Rankenpflanzen und fand im Allgemeinen seine Angabe bestätigt. In einzelnen Fällen aber erhielt ich ein abweichendes Resultat: Eine Ranke von Cucurbita Pepo wand sich in einer Windung um eine dünne Stütze, die die Stütze nicht berührenden Theile blieben grade. Als nun die Stütze vorsichtig entfernt wurde, wand sich die Ranke von der gekrümmten Stelle aus nach beiden Seiten hin, so dass nach zwei Stunden an dieser Stelle zwei ganze Windungen waren, während die übrigen Theile der Ranken noch immer grade geblieben waren. Nachher wurde die Krümmung wieder geringer und streckte sich die Ranke bis auf ¼ Windung wieder grade. An einer anderen Kürbisranke machte ich die nämliche Beobachtung. Eine Ranke von Cucumis Dipsacus hatte sich in Berührung mit einer Stütze scharf in ¼ Windung gekrümmt, so dass ihr oberer und ihr unterer Theil einen rechten Winkel mit einander bildeten. Als nun die Stütze entfernt wurde, krümmte sich die Ranke an der vorher gereizten Stelle in einer engen Windung, streckte sich aber später wieder grade. Diese Beobachtungen zeigen, dass die Wirkung des Reizes fortdauern kann, nachdem der reizende Körper selbst entfernt wurde. Hatte die Berührung länger gedauert, so beobachtete ich öfters, dass die Krümmung nachher sich von der gereizten Stelle aus fortsetzte, ohne sich später wieder auszugleichen. Ranken von Passiflora gracilis und Cyclanthera edulis, welche um eine dünne Stütze 1—3 Windungen gemacht hatten, wanden sich, nachdem die Stütze

entfernt worden war, von der gekrümmten Stelle in einen unregelmässigen Knäuel zusammen (während die sich freiwillig einrollenden Ranken meist eine sehr regelmässige Schraubenlinie bilden).

Die Ranken können sich um Stützen sehr verschiedener Dicke winden. Die Ranken der meisten Pflanzen können sich um die dünnsten Fäden winden; für die dickeren Ranken, z. B. für die des Weins scheint es eine Grenze in der Dicke der Stützen zu geben, unterhalb welcher sie sich ihnen nicht mehr in einer ganzen Windung anschmiegen können [1]).

An hinreichend dünne Stützen legen sich die Ranken in regelmässigen Schraubenwindungen an, welche meist dicht nebeneinander, oft sogar theilweise über einander liegen. Um dickere Stützen hingegen bildet die Ranke eine wellig an der Oberfläche hin- und hergebogene Schraubenlinie. Kurze Zeit, nachdem sich die Windungen um die Stütze gebildet haben, üben sie auf diese (vielleicht mit Ausnahme ganz dünner Fäden und Drähte) einen Druck aus, indem die Ranken sich stärker zu krümmen suchen; es erscheint dabei die Stütze als zu dick für die der eigentlichen Wachsthumsdifferenz der beiden Seiten entsprechenden Krümmungen. Die Existenz dieser den Druck verursachenden Neigung zu stärkerer Krümmung ist leicht darzuthun: Man bezeichnet mit Tusche auf eine Ranke kurze Zeit nachdem sie eine Stütze umschlungen hat, die Stelle, wo sie mit dieser in Berührung kommt und wo sie diese verlässt, und bestimmt die Zahl der zwischen beiden Marken befindlichen, also der der Stütze anliegenden Windungen. Jetzt schiebt man die Ranke vorsichtig von der Stütze ab. In dem Augenblick, wo die Windungen frei werden, ziehen sie sich zusammen, indem ihr Durchmesser ein geringerer als der der Stütze wird und zugleich ihre Zahl zunimmt. Ich liess z. B. eine Ranke von Cucurbita sich um eine 5 Mm. dicke Stütze winden. In einigen Stunden hatte sie 2½ eng anschliessende Windungen gemacht, welche sich bei dem Abschieben von der Stütze auf 4 Windungen zusammenzogen. Dass die Ranke einen Druck auf die Stütze ausübt, wurde schon von Mohl (l. c. S. 63) bemerkt, der beobachtete, das Ranken Blätter, welche sie umschlingen zusammendrücken; eine Beobachtung, welche sich sowohl im Freien, als auch künstlich, z. B. an Cylindern aus dünnem Papier, an denen man auf einem Theil ihrer Länge einen Längsstreifen entfernt hat, leicht wiederholen lässt.

Um dickere Stützen bildet die Ranke, wie erwähnt wurde, eine

1) Vergl. hierüber Sachs, Lehrbuch der Botanik 3. Aufl. S. 773.

wellig hin- und hergebogene Linie. Indem einzelne kurze Strecken der Ranke sich stärker zu krümmen suchen als dem Durchmesser der Stütze entspricht, heben sie sich von dieser ab, schmiegen sich ihr aber, während die stärkere Krümmung entsteht, seitlich wieder an, wodurch eine gebogene Linie an der Oberfläche der Stütze entsteht. Wird nun eine solche Ranke vorsichtig von ihrer Stütze abgeschoben, so zieht sie sich, wie die um dünnere Stützen gewundene, zu engeren und deshalb vermehrten Windungen zusammen, und die welligen Ausbiegungen bleiben als solche vorhanden und verstärken ihre Krümmung. Dabei sieht man aber nicht selten, dass nach dem Isoliren die Windungen der Spirale nicht alle gleich gerichtet sind, sondern dass ihre Richtung sich an einer oder mehreren Stellen ändert. Zumal beobachtet man dieses, wo die welligen Ausbiegungen sehr stark waren, und hat man diese vor dem Isoliren mit Tusche bezeichnet so liegen nachher diese Tuschestriche an den Punkten der Ranke, wo die Richtung der Spirale sich ändert. Ein paar Beispiele mögen diese sehr leicht zu wiederholende Beobachtung erläutern: Eine Kürbisranke wand sich in 5½ Windungen um eine 6,0 Mm. dicke Stütze; nach dem Isoliren bildete diese Strecke 8 engere Windungen mit 4 Wendepunkten. An einer Ranke von Momordica Charantia, welche eine Windung um eine 6 Mm. dicke Stütze gebildet hatte und in dieser zwei wellige Ausbiegungen zeigte, wurden die Mitten dieser beiden Stellen mit Tusche bezeichnet und dann die Ranke von der Stütze abgeschoben. Es bildete diese Strecke ungefähr zwei Windungen mit zwei Wendepunkten, in deren Mitte die Marken lagen.

Aus allem dem Vorhergehenden folgt:

1) Die Beeinflussung der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite der Ranken durch Reize ist nicht immer local, sondern kann sich von der gereizten Stelle aus über eine grössere oder geringere Strecke, in gewissen Fällen über die ganze Ranke verbreiten.

2) Die Beeinflussung der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite der Ranken durch den Reiz hört nicht immer sogleich mit der Berührung auf, sondern dauert unter bestimmten Umständen noch einige Zeit fort, nachdem der berührende Körper entfernt worden ist.

3) Die Grösse der durch den Reiz ausgelösten Wachsthumsdifferenz hängt nicht von der Dicke der Stütze, sondern von inneren Ursachen ab; in den gewönlichen Fällen sucht die Ranke sich durch den Reiz stärker zu krümmen als der Dicke der Stütze entspricht und drückt sich ihr dadurch fest an.

Meine Untersuchungen über das absolute Längenwachsthum der Ober- und Unterseite der sich krümmenden Stellen in den Ranken in Vergleich mit dem Wachsthum bei gradem Wuchs beziehen sich direct nur auf die sich um Stützen krümmenden Stellen. Bei diesen schloss ich auf das Wachsthum bei gradem Wuchs aus dem Wachsthum der der gereizten Stelle beiderseits am nächsten liegenden, grade bleibenden Strecken der nämlichen Ranke. Bei der Veränderung der Länge der sich freiwillig einrollenden Ranken und der sich spiralig zusammenziehenden Theile derjenigen Ranken, welche eine Stütze gefasst haben, zwischen dieser Stütze und der Basis der Ranke selbst, wäre nur eine Vergleichung mit dem Wachsthum der nämlichen Theile kurze Zeit vor dem Einrollen möglich. Ich habe diese aber unterlassen, da die einfachen Messungen der Längenveränderung bei diesen Bewegungen im Allgemeinen schon hinreichend deutliche Zahlen liefern, um eine solche Vergleichung völlig überflüssig zu machen.

Für alle war die Methode der Messungen, der Hauptsache nach, die nämliche, und ich will daher zunächst diese beschreiben.

Ehe die Ranken anfingen sich zu krümmen, oder kurze Zeit bevor sie mit einer Stütze in Berührung gebracht wurden, wurden mit Tusche feine Querlinien auf ihre Oberseite aufgetragen, deren Distanz in der reizbaren Stelle genau 1 Mm., in den anderen Theilen aber genau 1 Cm. betrug. Dann wurde mit der Unterseite der reizbaren Stelle eine Stütze in Berührung gebracht und die Ranke daran mittelst eines sehr dünnen Fadens befestigt, damit sie sich nicht durch Nutation wieder von ihr entferne. Die Ranke wand sich jetzt in einer oder mehreren Windungen um die Stütze. Je nach ihrem Alter blieben dabei die unteren, von der Stütze nicht berührten Theile grade oder fingen auch sie an, sich spiralig einzurollen. Der Theil zwischen der Stütze und der Spitze der Ranke, blieb in vielen Versuchen auch bis zu Ende des Versuchs grade, oder bei längerer Dauer wand er sich von oben herab ganz um die Stütze oder er wand sich in freien Windungen neben der Stütze. Wo es möglich war, wurde der Versuch beendigt, nachdem die Ranke um die Stütze eine oder zwei, eng an der Stütze anliegende Windungen gemacht hatte, und ehe die nicht berührten Theile noch angefangen hatten sich zu krümmen. In diesen Versuchen wurde die Länge der an den gewundenen Theil grenzenden, grade gebliebenen Strecken direct mit dem Maassstab am Ende des Versuchs bestimmt und so ihr Wachsthum während des Versuchs zum Vergleich mit demjenigen der gewundenen Strecke gefunden.

Für die Berechnung des Wachsthums der schraubig gewundenen Theile wurden ausschliesslich allseitig gleichmässige, der Stütze eng anliegende Windungen benutzt. War aus den vorhandenen Windungen eine solche ausgewählt, so wurde zunächst bestimmt, wie viele der Abtheilungen, welche von Anfang des Versuchs auf der Oberseite der Ranke mit Tusche bezeichnet waren, und welche damals je 1 Mm. Länge hatten, auf der Aussenseite in genau einer Winding lagen. Diese Zahl giebt die Länge der Windung vor Anfang der Krümmung in Millimetern. Um die Länge der Aussenseite und der Innenseite der Windung am Ende des Versuchs bestimmen zu können, wurde die Schraubenwindung als kreisförmig betrachtet, und mittelst einer Micrometerschraube [1] der Diameter des äusseren und des inneren Kreises gemessen. Als Diameter des inneren Kreises ist die Dicke der Stütze zu betrachten, da die Innenseite der Rankenwindung dieser eng anlag. Der äussere Diameter ist der Summe der Stützendicke und der doppelten Dicke der Ranke gleich, und es wurde daher zur Controlle in den meisten Versuchen auch noch die Dicke der Ranke in der Versuchsstelle direct mit der Micrometerschraube gemessen. Bei den freien Windungen konnte der innere Durchmesser nur durch die Differenz des äusseren Durchmessers und der doppelten Rankendicke bestimmt werden. Aus dem Durchmesser wurde dann die Länge des Umkreises durch Multipliciren mit 3,14 bestimmt.

Um auch für die so erhaltenen Zahlen eine Controlle zu gewinnen, wurde eine directe Messung mittelst eines schmalen Papierstreifens vorgenommen, worauf eine Mm.-Eintheilung gedruckt war. Die Messung des äusseren Umkreises fand durch directes Anlegen dieses Streifens an die Windung statt; zur Messung des inneren Umkreises wurde eine feine Rolle aus dem Papierstreifen gemacht, mit der Eintheilung auf der Aussenseite, und die Windung vorsichtig von der Stütze auf diese hinübergeschoben. Lässt man die Rolle frei, so entrollt sie sich durch die Elasticität des Papiers und schliesst der Rankenwindung an; man kann dann auf ihrer Aussenseite die Länge des gesuchten Umkreises ablesen. Die directe

1) Die Micrometerschraube erlaubte eine leichte und genaue Ablesung von Hundertel-Mm.; da aber die Gleichmässigkeit der Windung und das Anschliessen der Ranke an die Schraube während der Messung diese Genauigkeit nicht erreicht, wurden nur halbe Zehntel-Mm. berücksichtigt und bei hinreichend gleichmässigen Windungen überschritt der Beobachtungsfehler nie 0,05 Mm., wodurch, wie die Einrichtung der Tabelle zeigt, in den meisten Fällen eine gleiche Genauigkeit in dem auf Mm. berechneten Zuwachs entsteht.

Messung des äusseren Umkreises liefert bei nicht zu kleinem Radius des Kreises eine hinreichende Genauigkeit. Diejenige des inneren Umkreises kann nur bei Versuchen mit ziemlich dicken Stützen mit Erfolg angewendet werden, unterliegt hier aber der Schwierigkeit, dass, wie oben erwähnt, die Windungen sich beim Isoliren von der Stütze zusammenziehen; die so erhaltenen Zahlen führe ich, obgleich sie in mehreren Fällen eine hinreichende Bestätigung der berechneten lieferten, in den Tabellen nicht auf. Die aus dem Durchmesser des äusseren Umkreises berechneten und die direct beobachteten Zahlen stimmen hinreichend gut mit einander überein; für die Berechnung der Zuwachse benutzte ich immer die erstere Zahl.

Wenn man nach dieser Methode die Länge der Windung vor Anfang des Versuchs, wo der betreffende Theil noch grade, also die Ober- und Unterseite gleich lang waren, die Länge des äusseren und diejenige des inneren Umkreises nach Beendigung des Versuchs gefunden hat, so braucht man selbstverständlich die erstere Zahl nur in die beiden letzteren zu dividiren, um die mittlere Länge einer anfänglichen Mm.-Abtheilung auf der Aussen- und Innenseite am Ende des Versuchs zu erhalten. Zieht man von diesen Zahlen die Anfangslänge = 1 Mm. ab, so erhält man die auf 1 Mm. berechneten, in Mm. ausgedrückten Zuwachse. Die so berechneten Zahlen geben die deutlichste Einsicht in die erhaltenen Resultate, und lassen eine directe Vergleichung mit dem Wachsthum der grade gebliebenen Theile zu.

Da die Unterschiede in den absoluten Längen der Aussen- und Innenseite einer Windung desto grösser sind, je dicker die Ranke ist, und sie sich bei dünnen Ranken einer genauen Messung entziehen, habe ich für diese Versuche ausschliesslich Arten mit dickeren Ranken benutzt.

Ueber die Methode im Allgemeinen habe ich noch hinzuzufügen, dass meist nur eine Windung für die Messungen benutzt wurde; selten waren zwei aufeinander folgende Windungen einander, zumal in der Dicke der Ranke, so ähnlich, dass es erlaubt erschien, Mittelwerthe zu benutzen. Bei den freien Windungen in dem älteren Theil der Ranke ist die Dicke gleichmässiger; hier wurde die Zahl der Windungen bestimmt, die sich auf 1 oder 2 Cm. der ursprünglichen Länge gebildet hatten und daraus die Länge einer Windung vor Anfang des Versuchs berechnet.

Ich will jetzt einen Versuch ausführlich beschreiben, um eine Einsicht in die Einzelheiten der Methode zu gestatten.

Cucurbita Pepo.

28—29. Juli, Dauer 15 Stunden, Temp. 25—30° C.

Eine junge 12 Cm. lange Ranke an einer im Topfe hinter einem Südfenster in einem feuchten Raum wachsenden jungen Pflanze, wurde mittelst feiner Querlinien von Tusche auf der Oberseite genau in Cm. eingetheilt. Die 4te und 5te der so erhaltenen Abtheilungen (von der Spitze aus gezählt) wurden in der nämlichen Weise in Mm. eingetheilt. Ein Eisendraht diente als Stütze und wurde der Unterseite der in Mm. eingetheilten Strecke sanft angedrückt und diese daran nicht weiter befestigt. Nach einigen Stunden war eine deutliche Krümmung an der Berührungsstelle eingetreten; am Ende des Versuchs etwa 1½ Windung, genau an die Stütze anschliessend, gebildet; die übrigen Theile der Ranke aber grade geblieben. Die 3te Cm.-Abtheilung von der Spitze ab gezählt, war jetzt 1,2 Cm. lang, die 6te und ebenso die älteren je 1,1 Cm. lang. Von den 1½ Windungen wurden die beiden Enden so abgeschnitten, dass genau eine Windung übrig blieb, deren Länge 4,6 der vor Anfang des Versuchs auf der Oberseite bezeichneten Mm.-Abtheilungen betrug. Die directe Messung ergab ferner für die Dicke der Stütze 1,55 Mm., für die Dicke der Ranke 0,65 Mm., für den Durchmesser des äusseren Umkreises 2,8 Mm. und für die Länge dieses äusseren Umkreises 9,0 Mm.

Die Dicke der Stütze ergiebt für die Länge des inneren Umkreises $1,55 \times 3,14 = 4,87$ Mm.

Der Durchmesser des äusseren Umkreises ergiebt für die Länge dieses $2,80 \times 3,14 = 8,79$ Mm.

Die Länge einer Mm.-Abtheilung am Ende des Versuchs ist also:

auf der Innenseite $\frac{4,87}{4,6} = 1,05$ Mm.; Zuwachs auf 1 Mm. = 0,05 Mm.

auf der Aussenseite $\frac{8,79}{4,6} = 1,9$ Mm.; Zuwachs auf 1 Mm. = 0,9 Mm.

Nimmt man für das Wachsthum dieser Strecke, wenn sie grade geblieben wäre, das Mittel des Wachsthums der Ranke oberhalb und unterhalb dieser Strecke an, so bekommt man 0,15 Cm. auf 1 Cm., oder 0,15 Mm. auf 1 Mm. Es ergiebt sich also, dass bei dem Winden die Innenseite absolut langsamer, die Aussenseite aber absolut und zwar bedeutend stärker gewachsen ist, als dieses ohne Krümmung der Fall gewesen sein würde.

Wenn nun auch das Wachsthum bei normalem gradem Wuchs nicht genau als das Mittel der beiden dazu benutzten Zahlen angenommen werden darf, so kann dieses doch niemals geringer angenomen werden als 0,1 Mm. auf jeden Mm., andererseits auch das Wachsthum der höheren Theile nicht so stark übersteigen, dass es den gezogenen Schluss beeinträchtigen könnte.

Die folgende Tabelle enthält die in dieser Weise für eine grössere Anzahl von Ranken von Cucurbita Pepo gewonnenen Zahlen,

Tabelle I.

Längenwachsthum der Ranken von Cucurbita Pepo bei den durch Reiz herforgerufenen Krümmungen.

RANKEN	Länge der Ranke in Cm.	In Mm. ausgedrückte: Durchmess. der Stütze.	des äuss. Umkreises.	Beobachtete Dicke der Ranke.	Berechnete Länge des inn. Umkreises.	Berechnete Länge des äuss. Umkreises.	Beob. Länge des äuss. Umkreises.	Zahl der Mm.-Abtheil. auf 1. Windung.	Berechnete Zuwachse in Mm.; auf 1 Mm. der Innens. der Windung.	Aussens. der Windung.	Beob. Zuwachse in Cm.; auf 1 Cm. oberh. der Windung.	unterh. der Windung.
Nr. I[1]	12	1.55	2.8	0.65	4.87	8.79	9.0	4.6	0.05	0.9	0.2	0.1
„ II	—	1.2	2.6	—	3.77	8.16	—	3.4	0.1	1.4	0.25	0.15
„ III	14	3.7	5.2	—	11.62	16.33	—	10.5	0.1	0.55	0.3	0.15
„ IV	13	2.35	3.7	0.65	7.38	11.62	11.5	7.0	0.05	0.65	0.25	0.05
„ V	—	3.3	—	0.9	10.36	16.01	—	9.0	0.15	0.8	—	—
„ VI	10	1.55	2.65	0.55	4.87	8.32	8.6	4.2	0.15	1.0	—	—
„ VII	11	3.3	4.65	0.65	10.36	14.60	14.5	9.4	0.1	0.55	—	0.2
„ VIII	13	2.35	3.65	0.65	7.38	14.46	12.0	7.1	0.05	0.6	0.4	—
„ IX	12	3.10	4.7	—	9.72	14.76	14.3	9.5	0.0	0.55	0.4	0.05
„ X	14	0.9	2.2	—	2.83	6.91	7.0	2.8	0.0	1.45	0.2	—
„ XI	10	1.2	2.3	0.55	3.77	7.22	—	3.8	0.0	0.9	—	0.15
„ XII	—	3.9	5.7	—	12.25	17.90	—	12.0	0.0	0.5	—	—
„ XIII	17	1.2	2.4	0.6	3.77	7.54	—	3.9	—0.05	0.95	0.1	0.05
„ XIV	11	1.2	2.3	—	3.77	7.22	7.2	3.9	—0.05	0.85	0.1	0.05
„ XV	—	3.3	—	1.0	10.36	16.64	—	11.0	—0.05	1.5	—	—
„ XVI	10	1.55	2.9	0.7	4.87	9.11	9.0	5.0	—0.05	0.8	—	—
„ XVII	—	4.8	—	1.0	15.07	21.35	—	17.0	—0.1	0.25	—	—
„ XVIII	—	3.5	5.0	—	10.99	15.70	—	12.0	—0.1	0.3	—	—
„ XIX	—	3.7	6.0	—	11.62	18.84	—	13.0	—0.1	0.45	—	—
„ XX	—	3.7	5.3	—	11.62	16.64	—	14.0	—0.15	0.2	—	—
„ XXI	—	0.9	2.2	—	2.83	6.91	—	3.6	—0.2	0.9	—	0.05
„ XXII	—	1.2	2.8	—	3.77	8.79	—	5.0	—0.25	0.75	0.1	0.1
„ XXIII	13	1.2	2.3	—	3.77	7.22	7.0	5.0	—0.25	0.45	—	—

1) Die Zahlen des oben ausführlicher mitgetheilten Versuches.

die zweite die Resultate derselben Versuche mit anderen Arten. Aus dem Vorhergehenden wird die Bedeutung der einzelnen Columnen leicht verständlich sein. Die Ranken waren meist solche in Töpfen gezogener Pflanzen; theilweise aber benutzte ich Ranken an abgeschnittenen Sprossgipfeln von im Freien gewachsenen Pflanzen. Beim Abschneiden dieser Sprossgipfel wurde die aus meiner vorhergehenden Arbeit sich ergebende Regel befolgt: ich stellte neben der Pflanze ein Gefäss mit Wasser, tauchte die Schnittfläche sogleich nach dem Abschneiden unter und schnitt dann unter Wasser eine etwa 5 Cm. lange Strecke ab. Die Dauer der Versuche betrug ½ bis 2 Tage; die Temperatur war zwischen 25° und 30° C. Die Versuche wurden grossentheils in Doppelfenstern angestellt, wo die Luft sehr feucht gehalten wurde. Als Stütze dienten Glasröhren oder Eisendrähte.

Tabelle II.

Längenwachsthum der Ranken bei den durch den Reiz hervorgerufenen Krümmungen.

ARTEN.	Länge der Ranke in Cm.	In Mm. ausgedrückte: Durchmess. der Stütze.	des äuss. Umkreises.	Beobachtete Dicke der Ranke.	Berechnete Länge des inn. Umkreises.	äuss. Umkreises.	Beob. Länge des äuss. Umkreises.	Zahl der Mm.-Abtheil. auf 1. Windung.	Berechnete Zuwachse in Mm.; auf 1 Mm. der Windung: Innens.	Aussens.	Beob. Zuwachse in Cm.; auf 1 Cm. der Ranke. oberh. der Windung	unterh. der Windung
Sicyos Boderoa	18	0.95	1.95	0.5	2.98	6.12	—	3.4	—0.1	0.8	0.15	0.05
Nr. II	—	0.9	1.8	—	2.83	5.65	—	3.4	—0.15	0.7	0.1	0.05
„ III	12	0.95	1.9	0.5	2.98	5.97	—	3.4	—0.1	0.75	0.0	0.0
„ IV	12	0.95	2.0	0.55	2.98	6.28	—	3 3	—0.1	0.9	0.05	0.05
Bryonia alba	16	0.95	2.1	0.6	2.98	6.59	—	3.6	—0.15	0.85	0.15	0.05
Microsechium ruder.	10	0.9	1.75	0.45	2.83	5.50	—	3.1	—0.1	0.75	0.05	0.1
Nr. II	17	0.95	2.0	0.55	2.98	6.28	—	3.8	—0.2	0.65	0.05	—
„ III	20	0.95	1.8	0.45	2.98	5.65	—	4.0	—0.25	0.4	0.0	0.0
Cyclanthera edulis	11	0.9	1.9	—	2.83	5.97	—	2.9	0.0	1.05	0.5	0.1
Nr. II	21	1.2	2.2	0.5	3.77	6.91	7.0	3.1	0.2	1.1	—	—
„ III	14	1.55	2.4	0.45	4.87	7.54	7.5	4.5	0.1	0.65	0.3	0.1
„ IV	14	1.55	2.4	0.4	4.87	7.54	8.0	5.0	—0.05	0.5	0.2	0.1
„ V	—	1.2	2.4	—	3.77	7.54	—	5.0	—0.25	0.5	0.4	0.1
Passiflora alba	21	1.65	2.95	0.65	5.18	9.26	—	5.1	0.0	0.8	0.2	0.2
Passifl. cinnabarina	13	0.95	2.3	0.65	2.98	7.22	—	2.6	0.15	1.8	0.3	0.2
Nr. II	16	—	2.45	0.6	3.93	7.69	—	3.9	0.0	0.95	—	—
„ III	18	—	2.3	0.65	3.14	7.22	—	3.6	—0.15	1.0	—	—
Disemma Mülleriana	16	0.95	2.2	0.6	2.98	6.91	—	3.0	0.0	1.3	—	—
Nr. II	22	1.25	2.55	0.65	3.93	8.01	—	4.4	—0.1	0.8	—	—

Aus diesen beiden Tafeln geht hervor:

1) Bei den durch Berührung mit einer Stütze an der Berührungsstelle hervorgerufenen Krümmungen der Ranken wächst die Oberseite immer stärker und zwar meist bedeutend stärker als die Oberseite der der gekrümmten Stelle zunächst liegenden grade bleibenden Theile.

2) Bei diesen Krümmungen wächst die Unterseite entweder weniger als die Unterseite der der gekrümmten Stelle zunächst liegenden grade bleibenden Theile, oder sie wächst während der Krümmung gar nicht, oder sie wird sogar kürzer.

Welche von diesen drei Möglichkeiten in jedem einzelnen Falle auftritt, hängt von der Frage ab, ob das Wachsthum bei normalem gradem Wuchs stärker oder schwächer gewesen sein würde, wie sich leicht aus der ersten Tabelle ergiebt.

Das Wachsthum der Ranken hört in den um eine Stütze gekrümmten Stellen nicht sogleich nach der Vollendung der Krümmung auf, wenigstens nicht in allen Fällen. Man überzeugt sich hiervon sehr leicht durch folgenden Versuch. Kurz nachdem eine Ranke einige eng anschliessende Windungen um die Stütze gemacht hat, zieht man mit Tusche eine feine, der Achse der Stütze parallele Linie über diese Windungen. Nach einiger Zeit beobachtet man, dass die auf den einzelnen Windungen befindlichen Theile dieser Linie gegen einander verschoben sind, und zwar in einer Richtung, welche einer Verlängerung der einzelnen Windungstheile entspricht. Bei einem solchen Versuch zeigte mir eine um eine 6 Mm. dicke Stütze in zwei Windungen gewundene Ranke von Cucurbita Pepo, innerhalb 6 Stunden einen Zuwachs von 1 Mm. in jeder Windung; eine Ranke von Momordica Charantia in einer, um eine gleich dicke Stütze gemachten Windung einen Zuwachs von 2 Mm. innerhalb 24 Stunden.

Bei denjenigen Schraubenwindungen, welche nicht an der berührten Stelle um die Stütze herum gebildet werden, sondern entweder zwischen der Stütze und der Basis der Ranke, oder, wenn die Ranke keine Stütze gefasst hat, von der Spitze abwärts über ihre ganze Länge oder einen grossen Theil ihrer Länge entstehen, ist eine Vergleichung des Wachsthums der Innen- und Aussenseite mit dem normalen graden Wuchs, wie oben auseinandergesetzt wurde, nicht möglich. Die Angaben des Wachsthums von grade bleibenden Theilen fehlt daher in der folgenden Tabelle; auch ist der Durchmesser des inneren Umkreises nicht direct gemessen worden, sondern aus demjenigen des äusseren Umkreises und der Dicke der

Ranke bestimmt. Wie schon erwähnt, ist die Länge einer Windung vor dem Versuch berechnet aus der Zahl der Windungen auf einer Cm.-Abtheilung. Im Uebrigen ist die Tabelle in gleicher Weise wie die beiden Vorhergehenden eingerichtet. Auch die Bedingungen der Versuche waren die nämlichen wie in der vorigen Versuchsreihe. Die Versuchsdauer war meist 1—2 Tage.

Tabelle III.

Längenwachsthum der Ober- und Unterseite von Ranken und Rankentheilen, welche sich ohne Berührung mit einer Stütze krümmen.

ARTEN.	Länge der Ranke in Cm.	In Mm. ausgedrückte:						Anzahl gleichmässiger Wind. auf 1 Cm.	Daraus berechnete Länge einer Wind. vor Anfang des Versuchs.	Berechnete Zuwachse in Mm.; auf 1 Mm. der Windung.	
		Dicke der Ranke.	Durchmess. des inn. Umkreises. ber.	Durchmess. des äuss. Umkreises. beob.	Berechnete Länge des inn. Umkreises.	Berechnete Länge des äuss. Umkreises.	Beob. Länge des äuss. Umkreises			Innens.	Aussens.
I. Freie Windungen des unteren Theils, nachdem die Spitze sich um eine Stütze geschlungen hat.											
Cucurbita Pepo	—	0.7	3.6	5.0	11.30	15.70	—	1.13	8.8	0.3	0.8
Nr. II	11	0.5	1.5	2.5	4.71	7.85	8.0	1.8	5.6	—0.15	0.4
„ III	10	0.7	1.85	3.25	5.81	10.21	—	1.5	6.7	—0.15	0.5
„ IV	14	0.8	1.8	3.4	5.65	10.68	—	1.5	6.7	—0.15	0.6
„ V	13	0.7	1.4	2.8	4.40	8.79	—	1.75	5.7	—0.25	0.55
„ VI	—	0.8	1.4	3.0	4.40	9.42	—	1.7	6.0	—0.25	0.55
Microsech. ruderale	20	0.4	1.4	2.2	4.40	6.91	—	2.13	4.7	—0.05	0.5
Nr. II	17	0.55	1.0	2.1	3.14	6.59	—	2.25	4.4	—0.35	0.5
Passifl. cinnabarina	18	0.6	1.1	2.3	3.45	7.22	—	2.8	3.6	—0.05	1.0
Nr. II	16	0.55	1.25	2.35	3.93	7.38	8.0	2.3	4.3	—0.1	0.7
Cyclanthera edulis	18	0.7	1.8	3.2	5.65	10.05	—	2.2	4.5	0.25	1.25
Disemma Mülleriana	16	0.55	1.35	2.45	4.24	7.69	—	2.2	4.5	—0.05	0.7
II. Freie Windungen von Ranken, welche keine Stütze umfasst haben.											
Cucurbita Pepo	—	0.6	2.4	3.6	7.54	11.30	—	1.13	8.8	—0.15	0.3
Cylanthera edulis	24	0.45	1.3	2.2	4.08	6.91	—	—	3.9 [1])	0.05	0.8
Passiflora Imperatrix	14	0.95	1.6	3.5	5.02	10.99	11.6	—	0.65[1])	—0.25	0.7

Diese Zahlen zeigen:

1) Dass das Längenwachsthum der Oberseite bei den sich schraubenartig einrollenden Ranken bedeutend stärker ist, als das Wachsthum der nämlichen grade bleibenden Strecken in gleicher Zeit, kurz vor oder am Ende des Längenwachsthums der Ranken

1) Direct beobachtet mittelst vorher gemachter Mm.-Eintheilung.

(vor dem Rückwärtseinrollen) auch unter den günstigsten Umständen sein kann.

2) Dass bei diesen Krümmungen in weitens den meisten Fällen eine Verkürzung der concaven Seite eintritt.

Die Vergleichung mit den Resultaten der beiden vorigen Tafeln führt zu dem Anfangs ausgesprochenen allgemeinen Satze:

Bei den Krümmungen der Ranken wird das Wachsthum auf der convexen Seite beschleunigt, dasjenige der concaven Seite aber vermindert, oder auf 0 reducirt. Bei geringem Totalwachsthum der Ranke tritt sogar eine Verkürzung der concaven Seite ein.

(Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg I, 3, 1873, p. 302).

ZUR MECHANIK DER BEWEGUNGEN VON SCHLINGPFLANZEN.

In der botanischen Literatur stehen sich über die Ursache des Windens der Schlingpflanzen zwei Meinungen gegenüber: die eine, von Mohl [1]) begründete und am Allgemeinsten verbreitete nimmt eine Reizbarkeit in den Stengeln dieser Pflanzen an, welche der Reizbarkeit der Ranken analog sein soll; die andere, von Palm [2]) zuerst aufgestellte, später von Darwin [3]) in etwas abweichender Art vertretene, glaubt das Winden ohne die Annahme einer solchen Reizbarkeit erklären zu können. Palm's Ansichten wurden durch die Kritik Mohl's scheinbar endgültig widerlegt, und die von Darwin angestellten Experimente richteten sich nicht gegen den Schwerpunkt der Mohl'schen Theorie, die Reizbarkeit durch dauernde Berührung, und so gelang es diesem Forscher nicht seine Auffassung zur allgemeinen Anerkennung zu bringen.

Bei diesem Stand der Sache erschien eine neue Untersuchung über dieses Thema erwünscht, um, wenn möglich, eine endgültige Entscheidung der Frage zu erreichen. Diesen Zweck habe ich in der vorliegenden Abhandlung angestrebt, und zugleich wenigstens eine Andeutung für eine spätere mechanische Arklärung zu geben versucht. Leider fehlte mir die Zeit, diejenigen beabsichtigten Versuche anzustellen, welche zu dieser Erklärung führen sollten. Ich habe in dieser Arbeit ausschliesslich die mechanische Seite der Frage berücksichtigt; für eine Beschreibung der bei verschiedenen Arten beobachteten Einzelheiten, sowie für die Darstellung der Beziehung des Windens zu dem Leben der Pflanze muss ich auf die beiden vorzüglichen, bereits citirten Abhandlungen Mohl's und Darwin's verweisen.

In dem ersten Theile dieser Abhandlung habe ich, nebst einer

---

1) Mohl, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, 1827. 40.

2) Palm, Ueber das Winden der Pflanzen 1827. Vergl. auch die ausführliche Kritik Mohl's; l. c. S. 145—152. Die Arbeit selbst ist erst während des Druckes in meine Hände gekommen.

3) Darwin, On the movements and habits of climbing plants 1865 (Separatabdr. aus dem Journ. of the Linn. Soc. Vol. IX. p. 1—118).

geschichtlichen Einleitung, in einzelnen kleinen Abschnitten meine Versuche beschrieben; jeder dieser Abschnitte bezweckt die Beantwortung einer ganz speciellen Frage. Im zweiten Theile habe ich es dann versucht, die erhaltenen Resultate zu einer übersichtlichen Darstellung der bei den Schlingpflanzen beobachteten Wachsthumsbewegung zusammen zu fassen.

Für das Verständniss des Folgenden wird es vielleicht von Nutzen sein, schon von vornherein zu bemerken, dass meine Untersuchungen mich zu der Ueberzeugung der Richtigkeit der Palm'schen Ansicht, also der Nichtexistenz einer Reizbarkeit geführt haben.

I. EXPERIMENTELLER THEIL.

Geschichtliches und Versuche über Reizbarkeit.

Ein Hauptsatz bei jeder Untersuchung über die Ursache des Windens, welcher als solcher von sämmtlichen Forschern mehr oder weniger klar ausgesprochen und hervorgehoben wurde, ist, dass die kreisförmige Bewegung der Sprossgipfel und die Windungen gleichgerichtet sind. Die kreisförmige Bewegung der Gipfel entsteht bekanntlich aus dem Zusammenwirken der Nutation der jüngeren, und der Torsion der älteren Theile; beide führen den überhangenden Gipfel in der nämlichen Richtung im Kreise herum; erstere aber viel rascher als letzere. Palm (l. c. S. 18, vergl. Mohl, l. c. S. 146) hat diese beiden Ursachen der kreisförmigen Bewegung bereits richtig unterschieden, und die Nutation als die Ursache des Windens, die Torsion als eine von beiden unabhängige Erscheinung betrachtet. Mohl hingegen kannte die Nutation nicht und betrachtete deshalb fälschlich die Torsion als die einzige Ursache der kreisförmigen Bewegung; diese konnte selbstverständlich das Winden nicht verursachen, und so wurde Mohl (S. 112) zu der Annahme geführt, dass die Stengel der Schlingpflanzen eine Reizbarkeit besässen. Dieser Reizbarkeit zu Folge sollte das Wachsthum auf der berührten Seite geringer werden als auf der entgegengesetzten.

Dutrochet[1]), der, anscheinend ohne die Arbeiten von Palm und Mohl zu kennen, die Thatsache, dass die Nutation, das Winden und gewöhnlich auch die Torsion bei jeder Art die nämliche Richtung haben an einer Anzahl von Arten beobachtete, zeigte zugleich, dass diese Richtung auch mit der der Blattstellungsspirale, wo eine sol-

1) Dutrochet, Comptes rendus 1844 XIX. p. 295; Ann. Sc. nat. 3. Serie II. p. 163.

che gefunden wird, übereinstimmt. Er machte weiter die Beobachtung, dass bei Solanum Dulcamara an verschiedenen Stengeln eine verschiedene Richtung der Windungen auftritt, dass aber dennoch an jedem einzelnen Sprosse die Richtung der Nutation, der Windung, der Torsion und der Blattstellungsspirale die nämliche ist.

Die constante Gleichheit dieser vier Richtungen beweist, nach ihm, dass sie von der nämlichen Ursache abhangen (Cpts. rendus, l. c. S. 302):„qu'ils sont produits par la même force intérieure et vitale, dont l'action est révolutive autour de l'axe de la plante". Die Neigung, sich zu winden, sei von vornherein in der Pflanze gegeben; in den meisten Fällen aber ist die Berührung mit einer Stütze nöthig, um das Winden selbst auszulösen. 1)

Als später von Léon 2) eine Varietät von Phaseolus multiflorus entdeckt wurde, in der die Richtung der Torsion constant derjenigen der Windungen entgegengestetzt ist, und die von Palm gefundenen Ausnahmen von der constanten Richtung der Torsion in gewundenen Stengeln bestätigt wurden, verlor das Zusammenfallen der Torsionsrichtung mit der Richtung der Nutation und der Windungen einen grossen Theil ihrer Wichtigkeit.

Die falsche Ansicht Mohl's über die Ursache der kreisförmigen Bewegungen wurde zuerst von Darwin (l. c. S. 5.) widerlegt, und dadurch seine Annahme eines Reizes ihrer Nothwendigkeit beraubt. Durch Eingriffe, welche bei den Ranken als Reiz auftraten, gewann Darwin für sich die Ueberzeugung, dass den Schlingpflanzen keine Reizbarkeit zukomme, schloss aber dadurch die Möglichkeit einer Reizwirkung durch dauernde Berührung nicht aus. Er betrachtete die Windungen als die directe Folge der Nutation, in dem er die Schlingpfanzen mit einem Tau verglich, das rasch in einem Kreise umhergeschwungen plötzlich durch eine Stütze zurückgehalten wird und sich dadurch um diese schlingt. 3) Dieser Vergleich war aber nicht im Stande, eine deutliche Erklärung von dem Winden zu geben, und da die Mohl'sche Annahme einer Reizbarkeit, wenn sie auch den Beweis ihrer Nothwendigkeit durch die

1) l. c. S. 202. „La disposition à l'enroulement spirale existait dans la tige volubile, avant que cet enroulement existât" und S. 303: „On ne peut nier que le contact des supports n'ait de l'influence pour déterminer les tiges volubiles à s'enrouler sur eux en spirale".

2) Léon, Bull. Bot. Soc. d. France. T. V. 1858 p. 356; citirt bei Darwin, l. c. S. 5.

3) S. 9: „If a man swings a rope round his head, and the end hits a stick, it will coil round the stick, according to the direction of the swinging rope; so it is with twining plants, . . .".

Erkenntniss der Nutation verloren hatte, doch nicht von Darwin als unmöglich dargethan, oder durch directe Versuche widerlegt worden war, blieb diese bis jetzt die herrschende, und wurde sie auch in der 1. und 2. Auflage des Lehrbuchs der Botanik von Sachs vertreten. [1])

Ausser seinen Hauptbeweis führt Mohl hauptsächlich noch zwei Thatsachen als Stützen für seine Theorie der Reizbarkeit an. Erstens weist er darauf hin, dass die kreisförmige Bewegung (Nutation) der Sprossgipfel auch bei nicht schlingenden Arten beobachtet wird (Pisum sativum, Lathyrus odoratus, Passiflora) wenn auch nicht in einem so hohen Grade wie bei den Schlingpflanzen. Wenn nun diese Betrachtung auch zeigt, dass sich das Winden aus der Nutation nicht im Allgemeinen, sondern nur unter bestimmten Bedingungen erklären lassen wird, so reicht sie doch zum Beweis der Reizbarkeit nicht hin. Zweitens hebt Mohl hervor, dass den gewundenen Stengeln der Schlingpflanzen die starken Torsionen der nicht windenden, grade aufwärts wachsenden Sprosse fehlen. Diese Thatsache lässt sich aber viel einfacher durch die mechanische Verhinderung erklären, welche der gewundene Zustand des Stengels auf die Ausbildung dieser Torsion ausübt. In den jüngeren, weicheren Theilen des Stengels sind die inneren Ursachen der Torsion immer nur wenig stark entwickelt, und werden in den meisten Fällen von äusseren Torsionsursachen überwunden, in den älteren sich selbstthätig und kräftig tordirenden Stengeltheilen kann aber die schon weiter vorgeschrittene Ausbildung des Holzkörpers in dem gewundenen Zustand die Entstehung von Torsionen bedeutend erschweren oder gänzlich verhindern. In wie weit diese Betrachtung zu einer Erklärung der Mohl'schen Beobachtung führt, mag einstweilen unentschieden bleiben; sie zeigt aber, dass die Annahme einer Reizbarkeit zu der Erklärung vorläufig noch ganz unnöthig ist.

Die Versuche, welche von Darwin über die Reizbarkeit angestellt wurden, und welche diesen Forscher zu der Ueberzeugung der Nicht-Existenz dieser Reizbarkeit führten, waren hauptsächlich die folgenden: Darwin (l. c. S. 10) rieb die nutirenden Sprossgipfel mehrerer Schlingplfanzen stärker als zum Auslösen einer Reizbewegung bei den Ranken nöthig ist, und band einen leichten gabelig

1) Man sehe auch: Sachs, Handbuch d. Exp. Phys. 1865 S. 510. und Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 309. Die von Hofmeister betonte Angabe, dass die Nutation in den windenden Theilen vernichtet sei, ist nicht zutreffend, wie in dem Abschnitte über die Nutation der Spitze schlingender Sprosse näher ausgeführt werden soll.

verzweigten Holzzweig an solche Gipfel, so dass dieser mit ihnen im Kreise herumgeführt wurde, aber ohne dadurch Windungen zu bekommen. Diese Versuche zeigen zwar, dass solche Ursachen nicht im Stande sind als Reiz zu wirken; aber nicht, dass andere Ursachen, zumal dauernde einseitige Berührung nicht als Reiz wirken können. Ebenso wenig würde die schon von Mohl (l. c. S. 126) gemachte Beobachtung, dass Schlingpflanzen, welche in der falschen Richtung künstlich um Stützen gewunden und festgebunden worden sind, oberhalb der Ligatur wieder ihre normale Windungsrichtung annehmen, etwas beweisen, da ja beim Anbinden ein Druck auf zwei gegenüberliegende Seiten stattfindet. Wenn es sich darum handelt, durch directe Versuche über die Existenz oder Nicht-Existenz zu entscheiden, so ist es Aufgabe solcher Versuche, eine dauernde einseitige Berührung, mit oder ohne Druck der Pflanze gegen die sie berührende Stütze herzustellen; mit andern Worten, man muss erstens die bei der Nutation vorangehende Seite dauernd eine Stütze berühren und sich an diese andrücken lassen, ohne dabei die Nutation selbst durch die Unbeweglichkeit der Stütze aufhören zu machen, und zweiten muss man eine Stütze dauernd gegen die bei der Nutation hintere Seite drücken lassen. Zumal der letzere Versuch ist, meiner Meinung nach, entscheidend: krümmt sich der Stengel nicht gegen diese Stütze concav, und windet er sich nicht um sie (was selbstverständlich in der falschen Richtung geschehen müsste), so beweist der Versuch, dass nicht eine dauernde Berührung oder ein dauernder einseitiger Druck die berührte Seite zu langsamerem, die gegenüberliegende zu stärkerem Wachsthum reizt, sondern dass die Krümmung von ganz anderen Ursachen abhängt.

Es lässt sich gegen diese Folgerung nicht einwenden, dass vielleicht nur eine einseitige Reizbarkeit vorhanden sein könnte, indem nur die bei der kreisförmigen Bewegung vordere Seite die reizbare wäre. Die kreisförmige Bewegung ist eine rotirende Nutation, es geht also in jedem Augenblick eine andere Seitenlinie des betreffenden Internodiums voran; es hängt nur von der Stellung der Stütze ab, mit welcher Seitenlinie des Sprosses sie in Berührung kommt. Auch der Einwand, dass die bei diesem Versuche berührte Seite nicht dauernd die nämliche ist, hat keine Bedeutung, da dieses auch dann nicht der Fall zu sein braucht, wenn die Stütze die Nutationsbewegung des Gipfels verhindert, und von ihm umschlungen wird. Ausführlicheres hierüber wird man in den betreffenden Abschnitten finden.

Die einfachste Art, diese Versuche anzustellen ist diese, dass man die Stütze an den einen Arm einer Drehwaage befestigt, deren Rotationsachse mit der Verlängerung der vertikalen Achse der Nutationsbewegung zusammenfällt. Ein kleines Gewicht am unteren Ende der Stütze vermindert ihre Beweglichkeit, an den andern Arm bringt man ein Gegengewicht an. Bei hinreichend langem Aufhängefaden (ich benutzte einen von 80 Cm. Länge) kann der durch die Torsion dieses Fadens ausgeübte Druck der Stütze gegen den nutirenden Gipfel längere Zeit hindurch sehr constant sein. Ich habe eine Anzahl dergleichen Versuche mit Phaseolus multiflorus gemacht; die Pflanze und der ganze Apparat standen in einem geeigneten Glaskasten, um jeder Bewegung der Waage durch Luftströme vorzubeugen. Ich will die betreffenden Versuche nicht ausfürlich beschreiben, da ich sie nur zur weitern Bestätigung einer sonst begründeten Ueberzeugung gemacht habe, sondern nur ihre Resultate kurz mittheilen. Drückte die Stütze (ein Eisendraht von 1.5 Mm. Dicke) auf die Vorderseite des nutirenden Gipfels, so geht bei geringem Drucke die Nutation Tage lang ungestört vor sich; der Gipfel schiebt also die Stütze immer vor sich her; bei grösserem und rascher steigendem Drucke machte der Gipfel nur ¼ bis ½ Umkreis und wand sich dann um die Stütze. Drückte die Stütze hingegen auf die Hinterseite des nutirenden Gipfels, so geht auch hier bei geringem Drucke die Nutation ungestört vor sich; die Stütze folgt also hier der kreisförmigen Bewegung des Gipfels; bei grösserem Drucke aber (wenn der Gipfel z. B. anfangs um 180° durch die Stütze fortbewegt war), findet keine Nutation statt, sondern streckt sich der Gipfel grade, wobei er sich von der Stütze befreit. Lässt man einen solchen Gipfel unbelästigt, so senkt er sich nach einigen Stunden und fängt seine gewöhnlichen Nutationen wieder an.

Es folgt aus dieser Discussion, dass die von Mohl und Andern beigebrachten Argumente die Nothwendigkeit der Annahme einer Reizbarkeit bei den Schlingpflanzen nicht erwiesen haben, dass hingegen die directen Versuche eine solche Reizbarkeit wenigstens sehr unwahrscheinlich machen.

Die Arten der Gattung Cuscuta verhalten sich ganz anders als gewöhnliche Schlingpflanzen, indem sie eine ausgesprochene Reizbarkeit haben, welche nicht nur Krümmungen um die Stütze herum veranlasst, sondern auch das Dickenwachstum und die Entstehung der Haftwurzeln beeinflusst, und indem sie nicht nur um vertikale oder fast vertikale, sondern um Stützen jeder beliebigen Richtung

winden können, und in ihren nichtwindenden Stengeln keine Torsion entsteht. [1]) Nach diesen Thatsachen verhalten sich die Stengel der Cuscuta-Arten physiologisch mehr den Ranken als den Schlingpflanzen ähnlich [2]); sie werden deshalb in der vorliegenden Arbeit nicht weiter berücksichtigt.

Verhinderung der Nutation als Ursache der Entstehung der Schraubenwindungen.

Wenn also, nach dem Vorhergehenden, das Winden ohne Reizung entstehen soll, so ist die erste zu beantwortende Frage die nach der wirklichen Ursache dieser Erscheinung. Die Versuche zur Beantwortung dieser Frage habe ich hauptsächlich mit Phaseolus multiflorus gemacht, ud ich will daher, zum besseren Verständniss, die Entstehung der ersten Windungen junger Pflanzen oder sonst ohne Stützen wachsender Sprosse dieser Art genauer beschreiben.

Phaseolus multiflorus nutirt [3]) bekanntlich nach links; ihre Windungen sind dem entsprechend linksläufig, d. h. machen eine der Bewegung eines Uhrzeigers entgegengesetzte Bewegung und steigen gleichzeitig aufwärts. Wenn man neben einem nutirenden Gipfel einer solchen Pflanze eine dünne Stütze stellt, hört die Nutation selbstverständlich auf, sobald er die Stütze erreicht hat. [4]) Die äusserste Spitze hebt sich jetzt auf der Seite der Stütze, wodurch ihre Krümmungsebene schief gestellt und der Stengeltheil mit seiner concaven Seite der Stütze angedrückt wird. Die Krümmungsebene nähert sich immer mehr einer horizontalen Lage, und indem die äusserste Spitze sich weiter erhebt, wird die Krümmungsebene wieder schief; jetzt aber ist die concave Seite der Krümmung nach oben gerichtet. Inzwischen ist die Krümmung immer stärker, d. h. der Krümmungsradius immer kleiner geworden. Es bildet also der Stengeltheil von der berührten Stelle an bis zur äussersten Spitze einen Theil eines links aufwärts steigenden Schraubenumganges, dessen Radius (bei nicht zu dicker Stütze) grösser ist als der der

---

1) Dutrochet Comptes rendus 1844, p. 298.

2) Siehe auch Sachs, Lehrbuch, 2. Aufl. S. 195, und Palm, das Winden der Pflanzen, 1827, S. 45—51.

3) Eine ausführliche Beschreibung der von Sachs als rotirende Nutation bezeichneten Bewegung befindet sich im Anfang des zweiten Theils.

4) Bei solchen Versuchen thut man am Besten, nur solche Sprossgipfel auszuwählen, deren Krümmung in einer vertikalen Ebene liegt, und die complicirter gekrümmten Gipfel nicht zu benutzen; bei dem hier beschriebenen und sämmtlichen übrigen Versuchen habe ich immer diese Vorsicht angewendet.

Stütze; der Stengeltheil ist desto weiter von der Stütze entfernt, je dünner diese ist. Weder der an die Stütze angedrückte Theil, noch die an diesen grenzende jüngere Strecke können ihre normalen, nutirenden Nutationsbewegungen machen, nur die äusserste Spitze bewegt sich anscheinend unregelmässig hin und her, und drückt sich dadurch einmal an die Stütze an, ein andermal entfernt sie sich wieder von dieser. Als ich vertikal gespannte dünne Bindfäden, oder Eisendrähte von 0,5—2 Mm. Dicke als Stützen benutzte, sah ich diese Erscheinungen am deutlichsen; in vielen Fällen machte der jüngste, der Stütze nicht angedrückte Theil eine halbe oder eine ganze Schraubenwindung von 1 bis 1,5 Cm. Durchmesser. Diese Windung war meist nur wenig aufsteigend; später wurde sie steiler und dabei enger, bis sie sich von unten ab, allmählig der Stütze anlag.

Ich wählte von einer Anzahl in Töpfen gezogener junger Pflanzen von Phaseolus multiflorus vier Exemplare aus, mit kräftigen, nutirenden Gipfeln, und welche einander möglichst ähnlich waren. Ich befestigte die Pflanzen in der Weise an vertikale Stützen, dass die untere Grenze des nutirenden Theiles genau an das obere Ende der Stütze gebunden wurde. Die Gipfel konnten also ungehindert ihre Nutationsbewegungen machen. Jetzt stellte ich Eisendrähte von 1.5 Mm. Durchmesser neben zweien dieser Gipfel; bei dem Einen auf der vordern Seite, bei dem Andern auf der bei der Nutation hinteren Seite, senkrecht auf. Beide berührten die Stengel leise, ungefähr im oberen Theil der Krümmung; der erstere Gipfel drückte sich durch die Nutation an diese Stütze an; der zweite würde sich von ihr entfernt haben, wurde aber mit wenig Gummi (welches nur seine Hinterseite berührte) an den Eisendraht angeklebt. Den zwei anderen Gipfeln gab ich horizontale gleich dicke Eisendrähte als Stützen, welche in Bezug auf den bei der Nutation beschriebenen Kreis tangential standen und den oberen Theil der Krümmung bei dem Einen von oben, bei dem Andern von unten berührten. An beide wurden die Stengel wieder mit Gummi angeklebt und Sorge getragen, dass auch hier nur die eine Seite mit diesem in Berührung kam.

Ich hatte also vier ziemlich gleiche Gipfel, alle an der nämlichen Stelle ihrer Krümmung festgehalten, in ihrer Nutation verhindert; bei jedem ausschliesslich eine der vier Hauptseiten berührt; die berührte Seite war aber bei jedem eine Andere. Ich überliess nun die Pflanzen sich selber, sie standen neben einander unter gleichen Umständen in einem Zimmer bei ungefähr 20° C. und im diffusen Licht. Alle vier hoben ihre freien Spitzen auf der bei der Nutation vorderen

Seite, diese krümmten sich stärker, indem die Krümmungsebene sich erst horizontal und dann schief mit der concaven Krümmungsseite nach oben stellte, und bildeten dann je eine links aufsteigende Schraubenwindung von einem halben bis einem ganzen Schraubenumgange. Irgend eine wesentliche Verschiedenheit war bis dahin in dem Verhalten dieser vier Spitzen nicht zu erkennen.

Ich habe diesen Versuch in gleicher Weise und mit gleichem Resultat mit Hopfen, also einer rechtswindenden Pflanze wiederholt. Bei Mucuna mollissima, Convolvulus italicus, Thunbergia alata und Pharbitis hispida habe ich auf der bei der Nutation hinteren Seite senkrechte Eisendrähte in der oberen Krümmungsstelle in gleicher Weise angeklebt, und ähnliche Schraubenwindungen bekommen, wie wenn die Stütze auf der Vorderseite stand, nur dass die Windungen hier nicht um, sondern neben der Stütze gebildet wurden. Thunbergia und Pharbitis bildeten in dieser Weise fast einen halben Schraubenumgang, Mucuna und Convolvulus mehr als 1½ Windung.

Ferner habe ich die bei der Nutation obere Krümmungsstelle bei Phaseolus multiflorus zwischen zwei parallele, auf die Achse des Stengels senkrechte Eisendrähte, welche mittelst einer Feder aneinander gedrückt wurden, geklemmt, und zwar so, dass nur die in jenem Augenblick convexe und concave Seiten, nicht die beiden übrigen Seiten die Drähte berührten. Ich habe diese Stelle des Stengels in einem Versuche horizontal gelassen, in einem andern vertikal gestellt und in beiden Fällen ganz ähnliche Schraubenwindungen erhalten, wie sie um eine dünne Stütze entstehen.

Aus diesen Versuchen folgt, dass weder ein Druck auf die Vorderseite, noch überhaupt ein einseitiger Druck für das Entstehen dieser ersten Schraubenwindung erforderlich ist; dass vielmehr *die Verhinderung der Nutation als die Ursache der Entstehung dieser Windung betrachtet werden muss.*

An die äussersten Spitzen nutirender Sprossgipfel von Phaseolus multiflorus, P. vulgaris, Pharbitis hederacea, Quamoclit luteola befestigte ich einen dünnen Faden, den ich mittelst eines kleinen Gewichtes (2,5 Gramm) über einer Rolle senkrecht aufwärts spannte. Das Gewicht reichte grade hin, um die sichtbaren Nutationsbewegungen aufzuheben. Im Verlaufe einiger Tage bildeten diese Stengel linksläufige Schraubenwindungen, welche theilweise in Torsionen übergingen, theilweise aber auch nach vollendetem Wachsthum noch als Schraubenwindungen geblieben waren. Nachdem die Versuchsstrecke, welche vor Anfang des Versuchs weder

Windung noch Torsion hatte, völlig ausgewachsen war, beobachtete ich in ihr bei Phaseolus multiflorus eine Schraubenwindung und 6 Torsionsumgänge; bei Ph. vulgaris 9 Schraubenw. (bei einem anderen Exemplare 1 Schraubenw. und 7 Torsionsumg.); bei Pharbitis 5 Schr. und 8 Tors., bei Quamoclit 1 Wind. und 7 Torsionen. Bei einer Wiederholung dieses Versuchs mit fünf Exemplaren von Phaseolus multiflorus erhielt ich in allen zwar sehr starke Torsionen, aber nur in zwei Exemplaren deutlich gewundene Strecken (von bis ½ Windung). Auch hier hatte also die Verhinderung der Nutation die Entstehung von Schraubenwindungen zur Folge.

Noch auf verschiedenen anderen Weisen habe ich durch Verhinderung der Nutation Schraubenwindungen bekommen, deren Richtung immer die nämliche war, wie die der Nutation.

Freie, nach dem Aufhören des Wachsthums bleibende Schraubenwindungen werden in der Natur nicht selten beobachtet. Sehr in die Länge gezogene Windungen an kräftigen Sprossen, welche keine Stütze gefunden hatten, sah schon Mohl (S. 105) z. B. an Aristolochia sipho, niedrige Windungen an krankhaften Sprossen oder an Sprossen, welche aufhörten sich zu verlängern, beschrieb Darwin (S. 10) bei Akebia und Stauntonia; schöne Beispiele dazu liefern auch Menispermum und Dioscorea. Dass in diesen letzteren Fällen wirklich, wie Darwin meint, eine Verminderung des Wachsthums zu der Bildung dieser eigenthümlichen Windungen Veranlassung giebt, kann man aus dem ähnlichen Verhalten abgeschnittener nutirender Sprossgipfel schliessen. Solche Sprossgipfel machen unter günstigen Umständen ihre Nutationen 1—2 Tage lang in normaler Weise, obgleich langsamer als sonst, dann aber fangen sie an sich schraubig aufzurollen, und wachsen dann so fort, bis das Wachsthum in ihnen überhaupt erlischt. Ein abgeschnittener Sprossgipfel von Quamoclit luteola bildete z. B. 2½ freie Schraubenumgänge, deren innerer Durchmesser etwa 6 Mm. betrug; auch bei anderen Arten habe ich die nämliche Erscheinung mehrfach beobachtet. Ob die Erklärung, welche Darwin von diesem Einflusse der Wachsthumsverminderung giebt, die richtige ist, möchte ich vorläufig noch nicht entscheiden.

Strecken der Windungen und Druck auf die Stütze.

Es ist eine allgemeine Erscheinung bei Schlingpflanzen, dass sie nicht bis zu ihrer Spitze der Stütze angedrückt sind, wenigstens nicht wenn die Dicke der Stütze eine gewisse Grösse nicht überschreitet. Lässt man Schlingpflanzen der verschiedensten Arten sich

um senkrecht gespannte Bindfäden winden, so findet man fast immer die Spitze von der Stütze entfernt und zwar entweder in grader Linie abstehend, oder in einem grösseren oder kleineren Bogen, dessen Concavität der Stütze zugekehrt ist. Bei Calystegia Sepium beobachtete ich Spitzen solcher sich an dünnem Bindfaden hinaufschlingender Stengel, welche etwas mehr als einen Schraubenumgang mit 1—1,5 Cm. Durchmesser bildeten, dessen Höhe fast = 0 war. Beim weiteren Wachsthum wurde der Durchmesser kleiner und nahm die Höhe des Umganges zu, wodurch der Stengel sich der Stütze andrückte. So z. B. auch bei Quamoclit luteola, Phaseolus multiflorus, Pharbitis hispida, Convolvulus Scammonia.

Zwischen diesen freien Windungen der jüngsten Theile schlingender Stengel und den freien Schraubenwindungen in ihrer Nutation verhinderter Spitzen war es mir nicht möglich einen wesentlichen Unterschied aufzufinden. Bei dickeren Stützen ist das freie Ende schlingender Stengel kleiner als bei dünneren, ja sie können bis zur äussersten Spitze der Stütze angedrückt sein. Dieses rührt einfach davon her, dass die Stütze ein Hinderniss für die völlige Ausbildung der freien Wndungen bildet; indem diese ihren Durchmesser kleiner zu machen suchen, drücken sie sich der Stütze an. Diese jüngsten Windungen unterscheiden sich, wie von Darwin (l. c. S. 11) bemerkt wurde, von der älteren dadurch, dass sie sehr niedrig sind; bei dem weiteren Längenwachsthum strecken sich die Windungen und entfernen sich dadurch mehr von einander.

Schon Mohl fand, dass Schlingpflanzen einen Druck auf die Stütze ausüben; er schloss dieses daraus, dass die Stengel, wenn man als Stütze einen senkrecht gespannten Bindfaden anwendet, die grade Richtung des Bindfadens durch den Druck, den sie auf ihn ausüben, verändern, so dass er ebenfalls, wie der um ihn geschlungene Stengel die Richtung einer Schraubenlinie annimmt (Mohl, l. c. S. 113). Auch bei dickeren Stützen kann man diesen Druck leicht beobachten. Von Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus, welche sich um cylindrische 9 Mm. dicke Holzstäbe gewunden hatten, entfernte ich vorsichtig den noch wachsenden Theil von dieser Stütze und führte ähnliche, aber nur 5 Mm. dicke Stäbe als Achse in ihre Windungen; die Windungen schlossen sich diesen dünneren Stützen sogleich eng an. Sie hatten also vorher auf die dickeren Stützen einen entsprechenden Druck ausgeübt.

Bringt man in die Achse von Windungen, welche um eine dicke Stütze gemacht wurden, nach Entfernung dieser, einen dünnen gespannten Bindfaden, so schliessen sich die Windungen nicht so-

gleich dieser neuen Stütze an. Bei ihrem weiteren Längenwachsthum strecken sie sich aber und drücken sich der neuen Stütze an. Hätte man die Stütze entfernt, ohne eine dünnere an ihre Stelle zu bringen, so würde der betreffende Theil des Stengels sich ganz grade gestreckt haben, indem die Windung sich in eine Torsion verändert (Darwin S. 12). Zum grossen Theil wenigstens wird diese Erscheinung selbstverständlich durch den Geotripismus verursacht.

Das Strecken der jüngsten, ihrer dünnen Stütze noch nicht anliegenden Spitzen schlingender Stengel geschieht in ganz gleicher Weise. Auch hier kann man durch Entfernung der Stütze den betreffenden Theil wieder ganz grade werden lassen, nur ist zu bemerken, dass er seinem Alter entsprechend sogleich anfängt rotirende Nutationsbewegungen zu machen.

In ähnlicher Weise geschah auch das Strecken derjenigen Schraubenwindingen, welche sich in den Seite 231 beschriebenen Versuchen gebildet hatten, nachdem auf irgend eine Weise die Nutationsbewegung verhindert worden war. Ich machte mit Tusche auf der Aussenseite dieser Windungen vor dem Strecken eine schwarze Linie, wodurch es gelang, den Uebergang der Windung in eine Torsion zu beobachten (Phaseolus multiflorus, Humulus Lupulus). Da es aber noch verschiedene andere Ursachen giebt, welche ebenfalls Torsionen herbeizuführen suchen, entspricht die Torsion nach beendigtem Strecken nicht immer genau den früheren Windungen. Ich liess ferner solche Sprossgipfel sich grade strecken, nachdem ich einen dünnen Eisendraht senkrecht in die Mitte der Windungen gestellt hatte; indem die Windungen steiler und enger wurden, legten sie sich der Stütze an. So z. B. Convolvulus italicus in zwei Windungen, Mucuna mollissima in einer halben und Phaseolus multiflorus in einer ganzen Windung. Auch einer Windung welche in dem S. 232 mitgetheilten Versuch mit Phaseolus multiflorus dadurch entstanden war, dass ich die Nutation durch einen über einer Rolle geführten, mittelst Gewicht gespannten Faden verhinderte, gab ich einen dünnen Eisendraht als Stütze, sie legte sich in einiger Zeit dieser dicht an, und die vom Faden befreite Pflanze schlang sich weiter an diese Stütze hinauf.

Es ist also eine allgemeine Erscheinung der Windungen kräftig vegetirender Sprosse, dass sie zuerst wenig steil sind, dann sich strecken und je nachdem sie dabei eine Stütze finden oder nicht, ganz grade werden, oder sich dieser Stütze fest andrücken.

Die in diesem und dem vorhergehenden Abschnitte angeführten

Thatsachen beweisen, dass es zwischen den normalen, um Stützen sich bildenden Windungen und denjenigen, welche bei künstlicher Verhinderung der Nutationsbewegung entstehen, im Allgemeinen keinen wesentlichen Unterschied giebt. Sowohl bei ihrer Entstehung als bei ihrem weiteren Wachsthum verhalten sie sich unter gleichen Umständen gleich.

Verhalten etiolirter Stengel von Dioscorea Batatas.

Es wird hier vielleicht der beste Ort sein eine Beobachtung einzuschalten, welche auch auf eine Beziehung zwischen der Nutation und dem Winden hinweist.

Bekanntlich wurde von Duchartre in den Comptes rendus (T. LXI. 1865 p. 1142) die Beobachtung mitgetheilt, dass Dioscorea Batatas [1]) und Mandevillea suaveolens im Dunklen nicht winden. Demzufolge wären diese beiden Arten die einzigen, bis jetzt bekannten, welche das Licht für das Winden bedürfen. Bei der Beschreibung der Versuche sagte aber Duchartre, dass Pflanzen, welche aus dem Licht in's Dunkle gebracht wurden, dort noch einige Zeit zu winden fortfuhren und erst später senkrecht neben den ihnen gegebenen Stützen aufwärts wuchsen. Ich habe mit Dioscorea Batatas diese Versuche Duchartre's wiederholt. In fortwährender Dunkelheit gezogene Pflanzen wuchsen neben den Stützen, an welche sie von Zeit zu Zeit angebunden wurden, bis zu einer Länge von 1,3 resp. 1,5 M. senkrecht aufwärts, und zeigten keine Spur von spiraligen Windungen. Im Licht gezogene und um Stützen schlingende Pflanzen brachte ich in einen völlig dunklen Raum; sie machten noch eine bis zwei Windungen um ihre Stütze; andere beim Verfinstern noch nicht gewundene Pflanzen umschlangen die ihnen gegebenen Stützen in der Dunkelheit; nachher aber wuchsen sie senkrecht neben diesen aufwärts. Duchartre's Beobachtungen bestätigten sich also völlig. Bei dem Herausnehmen der vorher im Licht gezogenen Exemplare aus dem dunklen Raum sah ich, dass die Stengel, so weit sie sich noch gewunden hatten, deutlich, wenn auch blass-grün waren, oberhalb der Stelle aber, von welcher ab sie senkrecht aufwärts gewachsen waren, war keine Spur von grüner

---

1) Dioscorea Batatas windet nach links; die übrigen Arten dieser Gattung aber, welche ich die Gelegenheit hatte zu untersuchen (D. sativa, D. villosa, D. discolor und D. versicolor) nach rechts; diese Beobachtung füllt die Lücke aus, auf welche Darwin (l. c. S. 20) aufmerksam machte, dass zwar Familien mit in verschiedener Richtung windenden Gattungen, und Arten mit in verschiedener Richtung windenden Individuen, aber keine Gattungen mit in verschiedener Richtung windenden Arten bekannt seien.

Farbe zu erkennen. Dem entsprechend muss ich der Duchartre'schen Beobachtung eine andere Deutung geben: Dioscorea Batatas macht keine Ausnahme von der Regel dass Schlingpflanzen auch im Dunklen schlingen können; etiolirte, in fortwährender Dunkelheit gezogene Exemplare und Sprosse von Dioscorea entbehren aber das Vermögen zu Winden gänzlich.

Wahrscheinlich verhält sich Mandevillea suaveolens in ähnlicher Weise. Da, wie von Sachs (Bot. Ztg. 1865, S. 119) gefunden wurde, andere Schlingpflanzen auch im völlig etiolirten Zustand schlingen können (Phaseolus multiflorus, Ipomaea purpurea) ist hier allerdings ein Unterschied zwischen den verschiedenen Arten von Schlingpflanzen vorhanden.

Für meinen Zweck war es nun eine wichtige Frage zu entscheiden, ob der Gipfel dieser Sprosse, in denen durch Etiolement und fortwährende Verdunkelung das Vermögen zu schlingen sich nicht entwickelt hat, unter diesen Umständen Nutationsbewegungen zeigen oder nicht. Ich beobachtete deshalb drei kräftig entwickelte, in Töpfen gezogene, völlig etiolirte Sprosse während zweier Tage bei einerTemperatur von 25—27° C. und während mehrerer Tage bei einer Temperatur von 20—25° C. Durch einen an einem Holzstabe befestigten Zeiger wurde der Stand der äussersten Spitze im Raume genau angegeben; und obgleich die Sprosse während der Zeit um mehrere Mm. wuchsen, war es nicht möglich irgend eine rotirende Nutationsbewegung zu beobachten. Längere Zeit hindurch zeigte sich gar keine Bewegung der Gipfel, dann zeigte sich wieder eine ausserordentlich langsame unregelmässige Nutationsbewegung. Grüne Sprossgipfel von D. Batatas nutiren hingegen sowohl im Lichte als auch in der Finsterniss, und zwar genau rotirend. Ausgewachsene grüne, nicht gewundene Stengel sind stark tordirt, die völlig etiolirten zeigen aber keine oder nur geringe Spuren von Torsion.

Dieser Mangel der rotirenden Nutation und der Torsion in den etiolirten Dioscoreen ist um so auffallender, als bekanntlich im Allgemeinen sonst grade bei etiolirten Pflanzen die Nutationen am stärksten hervortreten.

Der etiolirte Zustand erlaubt den Sprossen von Dioscorea Batatas also weder rotirende Nutation, noch Winden, noch Torsion.

Welche Seite wird zur Innenseite bei der ersten Windung?

Nach der Mohl'schen Auffassung der kreisförmigen Bewegung der freien Gipfel der Schlingpflanzen, wäre immer dieselbe Seite die bei dieser Bewegung vorangehende. Nur diese könnte normaler-

Weise mit einer Stütze in Berührung kommen, nur sie brauchte also reizbar zu sein. Bei der Mohl'schen Ansicht genügt also die Annahme einer einseitigen Reizbarkeit. Nachdem nun Darwin nachgewiesen hat, dass die kreisförmige Bewegung eine Nutation ist, dass also immer eine andere Seitenlinie vorausgeht, entsteht die Frage, ob nun auch jede Seitenlinie zur Innenseite der Schraubenwindungen werden kann. Die Beantwortung dieser Frage entscheidet bei der Discussion über die Reizbarkeit zwischen der Zulässigkeit der Annahme einer einseitigen oder einer allseitigen Reizbarkeit. Ich habe hierüber die folgenden Versuche angestellt.

Eine junge im Topfe erwachsene Pflanze von Wisteria frutescens wurde so an eine senkrechte Stütze gebunden, dass der obere, im Kreise nutirende Theil über das Ende der Stütze frei hinausragte. Einige Zeit hindurch beobachtete ich die nach links gehenden rotirenden Nutationen, indem am Anfang des Versuchs eine schwarze Längslinie mit Tusche auf die dermalige convexe Seite aufgetragen war. Diese Seite wurde bald zur vorderen, dann zur unteren, dann zur hinteren und nach einem Nutationsumgange wieder zur oberen. Für jeden Umgang brauchte der Gipfel im Mittel fünf Stunden. Die Krümmung lag fast immer genau in einer vertikalen Ebene. Nach einiger Zeit wurde eine zweite Stütze neben der Pflanze aufgestellt, der Gipfel umschlang diese in ungefähr einer Windung; jetzt wurde eine neue schwarze Längslinie auf der Aussenseite dieser Windung aufgetragen, die beiden Grenzen der Windung markirt und die Stütze entfernt. Die Windung glich sich aus, und der noch wachsende Theil fing seine normalen Nutationen wieder an. Die Stütze wurde nun an einer Seite des Stengels gestellt, wo eine andere Seitenlinie bei der Nutation voranging als im ersten Falle; die Pflanze umschlang die Stütze und dabei bildete jetzt die vorher äussere, durch die letzte schwarze Linie bezeichnete Seite die Innenseite der neuen Windung an der Stelle, wo die Pflanze die Stütze zuerst berührte. Wäre von einem Reize die Rede, so wäre also hier auf dem nämlichen Querschnitt die vorher äussere Seite bei dem zweiten Versuche die gereizte.

An in Töpfen erzogenen, fast bis zu der Spitze ihren Stützen angedrückten Exemplaren von Convolvulus italicus und Ipomaea bona nox wurde die Aussenseite der Windungen des noch wachsenden Stengeltheils durch eine schwarze Längslinie bezeichnet und dann die Pflanze sammt den Töpfen in umgekehrter Lage aufgestellt. Der wachsende Gipfeltheil entwand und streckte sich, bog sich geotropisch aufwärts, und indem seine Spitze wieder ihre gewöhnliche ro-

tirende Nutation machte, kam sie mit ihrer Stütze in Berührung und schlang sich an ihr aufwärts. An der Stelle der ersten Berührung wurde die durch die schwarze Linie bezeichnete Seite in zwei Versuchen zur Innenseite, in einem dritten (C. italicus) zur Unterseite der ersten Windung.

Man sieht, dass es nur davon abhängt, welche Seite zufällig, bei der ersten Berührung, die vordere bei der Nutation ist, ob eine bestimmte Seite zur äusseren oder innern, oder zur oberen oder unteren Seite der Windung werden wird.

Entstehung van Torsionen in schon gewundenen Stengeln.

Mohl (l. c. S. 111), die der schiefe Richtung der Fasern, die Torsion, bei nicht schlingenden Stengeln genau beobachtete, giebt an, dass diese Veränderung der Richtung der Fasern nicht erfolgt, wenn sich die Schlingpflanze um eine runde Stütze (der gewönhliche Fall) schlingt. Palm (l. c. S. 35, vergl. Mohl l. c. S. 149) dagegen behauptet, „dass in dem Verhältniss, als die Pflanze um die Stütze sich windet, sie sich auch um sich selbst windet." Auch hob Palm (S. 19) den Umstand, dass an einzelnen Internodien die Fasern in der falschen Richtung gewunden sind, hervor; Mohl gab ihm in seiner Kritik diese Behauptung nach eigener Beobachtung zu, betrachtete diesen Fall aber als eine seltene Ausnahme (S. 149). Darwin bestätigte die Angabe Mohl's. (Darwin, l. c. S. 6). Um nicht-runde Stützen fand Mohl, um nicht-glatte Stützen fand Darwin aber, dass Torsionen im Stengel gebildet werden. Palm betrachtete die Form der Stütze nicht als entscheidend, wenigstens nicht als wichtig genug, um ihrer zu erwähnen. Ich habe diese Beobachtungen an einer ziemlich grossen Anzahl von Stengeln von Schlingpflanzen, denen ich Glasröhren, gespannte Bindfäden oder cylindrische Holzstäbe verschiedener Dicke als Stützen gegeben hatte, wiederholt und dabei gefunden, dass zwar, wenn man nur kurze Strecken, einzelne oder nur wenige Internodien beachtet, in diesen meist kaum eine Torsion zu bemerken ist, dass aber bei der Untersuchung längerer Strecken fast überall Torsionen vorhanden sind, auch wenn die Stengel ihren Stützen an allen Punkten angedrückt sind; und zwar kommen fast überall sowohl rechtsläufige als linksläufige Torsionen vor. Wie Mohl und Darwin benutzte ich entweder die natürlichen Längslinien der Internodien oder künstliche, mit Tusche gemachte Längslinien (so z. B. bei Humulus Lupulus, Convolvulus arvensis, Calystegia Sepium, Quamoclit luteola u. v. A.). Ich beobachtete diese Torsion nicht nur in den ersten Windungen, welche die Pflanzen um die ihnen gegebenen Stützen machten, sondern

auch nachdem sie schon eine ganze Reihe von Windungen gebildet hatten.

Allerdings fehlen bei Pflanzen, deren nicht schlingende Stengel sich sehr stark tordiren (z. B. Humulus, Calystegia, Quamoclit), diese starken Torsionen in den windenden Theilen, wodurch man bei einer Betrachtung der Grenze von windenden und nicht windenden Stengeltheilen solcher Arten leicht zu der Meinung gelangen würde, dass der gewundene Theil gar nicht tordirt sei. Die Torsionen der gewundenen Stengeltheile sind schwach gegenüber den nicht gewundenen, fehlen aber nicht.

Diese Torsionen können im Allgemeinen entweder in der freien, von der Stütze abstehenden Spitze entstehen, oder in den schon gewundenen Theilen des Stengels. Dass das erstere nicht der Fall ist, ergiebt sich daraus, dass immer die freie Spitze, und meist eine mehr oder weniger lange, schon gewundene Strecke keine Torsion zeigt. Es muss demnach die Torsion in dem schon gewundenen noch wachsenden Theile des Stengels stattfinden. Die directe Beobachtung bestätigt dieses: An Stengeln, welche sich um cylindrische, 1 Cm. dicke Holzstäbe wanden, machte ich im wachsenden Theil eine schwarze Linie mit Tusche auf der dermaligen Aussenseite der Windungen; nach einem oder mehreren Tagen lag die Linie an dem ältesten Theile meist noch aussen, an den jüngeren bildete sie aber eine Spirale um die Achse des Stengels, stellenweise auf der Innenseite oder auf der Ober- oder Unterseite der Schraubenwindungen liegend.

In den meisten, nicht in allen Fällen ist diese entstehende Torsion in ihrer Richtung den Windungen entgegengesetzt, bei linkswindenden Arten ist sie also meist eine rechtsläufige. So z. B. bei Quamoclit coccinea, Q. luteola, Pharbitis hispida, P. hederacea, Calystegia dahurica, Phaseolus multiflorus. Um eine Vorstellung von der Grösse dieser Torsion zu geben, theile ich mit, dass in einem Versuche mit Quamoclit coccinea die zuerst überall aussen liegende schwarze Linie nach einigen Tagen in zwei Windungen von dem älteren Theile aufwärts betrachtet von der Aussenseite der Windung auf die Oberseite, von dieser auf die Innenseite und durch die Unterseite wieder auf die Aussenseite kam, also etwas mehr als einen Torsionsumgang machte; bei Q. luteola sah ich auf diese Weise einen Torsionsumgang auf einem Windungsumgang gebildet werden.

Wie die directen Versuche mit Wistaria, Ipomaea und Convolvulus beweisen auch diese Thatsachen, dass die Innenseite der

Windungen nicht eine morphologisch bestimmte, sondern ein wechselnde, und von zufälligen Umständen abhangende ist. Es besteht daher auch der angebliche wesentliche Unterschied zwischen runden und eckigen Stützen nicht, sondern die Sachen verhalten sich, wie es schon von Palm angegeben wurde.

Aus inneren Ursachen entstehende Torsion.

Die Ursachen der in den Stengeln der Schlingpflanzen auftretenden Torsionen sind zweierlei Art. Gewisse Torsionen sind von äusseren Einflüssen unabhängig und werden also durch innere Wachsthumsursachen bedingt; bei anderen gelingt es aber äussere Ursachen nachzuweisen. Die Torsion aus innerer Ursache entwickelt sich am einfachsten und klarsten bei den nicht windenden Sprossen, wo sie an den meisten Arten leicht zu beobachten ist und schon von Mohl und Palm beschrieben wurde.

Wie von Darwin (l. c. S. 5) angegeben wurde, fängt die Torsion in den ältesten noch nutirenden Theilen des Stengels an; sie setzt sich nach dem Aufhören der Nutation in dem betreffenden Theile fort. Die Unabhängigkeit der Torsion und der Nutation von einander wurde von Palm (S. 18, vergl. Mohl, l. c. S. 146) und Darwin (l. c. S. 5) aus ihren Beobachtungen abgeleitet; directe Versuche, welche ich hierüber angestellt habe, haben diesen Schluss vollkommen bestätigt.

An abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossgipfeln von Phaseolus multiflorus, Apios tuberosa, Calystegia dahurica und Convolvulus Scammonia wurde der Stengel an der Grenze des älteren tordirten und des torsionsfreien, jüngeren Theiles zwischen den beiden, 2 Cm. breiten Korkplatten eines Halters festgeschraubt und vertikal gestellt. Die oberhalb dieser Stelle befindlichen Gipfel machten ihre gewöhnlichen Nutationen, deren Beobachtung durch einen beim Anfang des Versuches auf der convexen Seite gemachte schwarze Längslinie erleichtert wurde. Alle hatten schon mehrere Male den ganzen Kreis durchlaufen, oder doch (Apios, Calystegia) einen grossen Theil des Kreises beschrieben, ehe eine Spur von Torsion oberhalb des in den Korkplatten festgeklammerten Theiles sichtbar wurde. Später fing der unterste Theil der freien Strecke an sich zu tordiren, doch nur in sehr geringem Maasse; ein solcher Sprossgipfel von Phaseolus hatte z. B. in 24 Stunden acht Male den ganzen Kreis beschrieben, sich dabei aber nur um 180° tordirt. In Uebereinstimmung mit Darwin's Beobachtungen beweisen diese Versuche die Unabhängigkeit der Nutation von der Torsion.

Dass auch umgekehrt die Torsion von der Nutation unabhängig

ist, geht aus folgenden Versuchen hervor. An längeren abgeschnittenen Sprossen von Calystegia Sepium und Phaseolus multiflorus, welche in Wasser gestellt waren, wurden sämmliche noch nutirende Theile entfernt, der übrig bleibende Theil aber unten befestigt und senkrecht aufwärts gestellt, während das obere Ende einen kleinen Zeiger trug, welcher senkrecht auf der Achse des Stengels stand. Die kreisförmige Bewegung dieses Zeigers zeigte selbstverständlich eine Vermehrung der Torsion an; sie betrug in einem Versuche bei Calystegia 420°, bei Phaseolus 290° in den ersten 24 Stunden. Diese Torsionsvermehrung erstreckte sich über eine 20 resp. 30 Cm. lange Strecke, welche zu Anfang des Versuchs schon 3 resp. 1½ Torsionsumgänge zeigte. Auch habe ich diesen Versuch in der Weise wiederholt, dass ich den unteren Theil des nutirenden Gipfels, statt diesen zu entfernen, zwischen den Korkplatten eines Halters festklemmte und den unterhalb dieser Stelle befindlichen Theil, deren unteres Ende in Wasser tauchte, sonst nicht befestigte. Ein am unteren Ende befestigter Zeiger zeigte bei beiden Arten während 24 Stunden eine bedeutende Torsionsvermehrung, und zwar von 240° auf einer 9 Cm. langen Strecke bei Calystegia (Anfangstorsion dieser Strecke: 1¼ Umgang), von 70° bei Phaseolus (Länge der Strecke: 8 Cm., Anfangstorsion: 1 Umgang).

Diese Versuche beweisen zugleich die Unabhängigkeit dieser Torsion von äusseren Ursachen. Wie schon Anfangs erwähnt wurde, ist die Richtung dieser Torsion mit Ausnahme von einer Varietät von Phaseolus multiflorus (nach Léon, citirt bei Darwin, l. c. S. 5) immer die nämliche wie die Nutationsrichtung. (Darwin, S. 9; Mohl, l. c. S. 106.) Bei verschiedenen Pflanzen ist sie aber sehr ungleich stark; Arten, bei denen sie gänzlich fehlt, sind aber bis jetzt mit Sicherheit noch nicht bekannt geworden.

Durch das Gewicht der Endknospe entstehende Torsion.

Als eine äussere Torsionsursache habe ich bei der Aenderung der decussirten Blattstellung in die zweireihige bei den horizontalen Aesten mancher Sträucher und bei geotropischen Bewegungen im Allgemeinen die einseitige Ueberbelastung nachgewiesen. [1]) Es liess sich daher erwarten, dass die oft in einem grossen und weiten, oft nahezu horizontalen Bogen von der Stütze abstehende Spitze, welche in Bezug auf den höchsten der Stütze noch angedrückten Theil des Stengels als eine einseitige Last wirkt, Torsionen verursuchen könnte. Der Versuch bestätigte diese Voraussetzung. Vier

1) Siehe oben S. 187, 193, 194.

Sprosse von Calystegia Sepium waren an senkrechte Stützen gebunden; ihr ± 8 Cm. langer Gipfeltheil ragte über das obere Ende der Stützen hinaus und machte seine kreisförmigen Nutationsbewegungen; ihre Krümmung lag fortwährend in einer ihre Richtung wechselnden vertikalen Ebene. Als ich diese Bewegungen einige Zeit beobachtet hatte, zog ich auf der convexen Seite eine Längslinie mit Tusche, entfernte bei zwei Exemplaren das Blatt des ältesten nutirenden Internodiums und sämmtliche jüngere Theile und gab allen vier Exemplaren senkrechte cylindrische Holzstäbe als Stützen zum Umschlingen, indem ich diese leise an die bei der Nutation vorangehenden Seite andrückte. In den vier Gipfeln berührte eine ähnliche Stelle des ältesten nutirenden Internodiums die Stütze. Nach einem halben Tag hatten sich alle dicht den 1 Cm. dicken Stützen angeschmiegt; bei den nicht verwundeten stand die Endknospe in einem freien Bogen von der Stütze ab. Bei den beiden von jeder Last befreiten Internodien war die schwarze Linie jetzt die Oberseite der Windung; bei den nicht verwundeten Exemplaren, wo die Knospenlast auf die älteren Internodien eingewirkt hatte, war die Linie zur Innenseite der Windung geworden. Es hatte also an dieser Stelle eine Drehung von 90° stattgefunden, welche selbstverständlich eine entsprechende Torsion des nächstältesten Theiles verursacht hatte.

Da das Gewicht der Endknospe immer auf die beim Winden innere Seite drückt, muss die Richtung dieser durch einseitige Ueberbelastung entstandene Torsion bei in verschiedener Richtung schlingenden Pflanzen eine verschiedene sein, und zwar wird sie immer den Windungen, also auch der normalen, bei nicht windenden Stengeln auftretenden Torsion entgegengesetzt gerichtet sein. Es lässt sich dies leicht geometrisch und auch ebenso leicht experimentell beweisen. Betrachtet man die Tangente zur Stütze durch die letzte Stelle, wo der Stengel die Stütze noch berührt, als die Achse, welche durch die einseitige Belastung gedreht wird, so sucht in dem Versuch mit Calystegia die Knospe, da sie auf der rechten Seite dieser Achse liegt, und durch die Schwere hinuntergezogen wird, sich in der nämlichen Richtung wie die Zeiger einer Uhr zu bewegen. Da nun selbstverständlich die dadurch entstehende Torsion beim Wachsthum allmählig an den Stengel hinaufrückt, geht die Torsion nach rechts und zugleich am Stengel aufwärts, ist also rechtsläufig. Eine Längslinie, welche Anfangs überall oben war, muss nach einiger Zeit in ihrem oberen Theile auf der Innenseite liegen, wie es der Versuch zeigte.

Es lassen sich die schon von Palm (S. 19; vergl. Mohl, l. c. S. 149) beobachteten Torsionen in der falschen Richtung, welche nach meinen Untersuchungen viel häufiger sind als Palm und Mohl (l. c. S. 149) glaubten, vor Allem aber auch die S. 240 beschriebenen, in schon gewundenen Stengeln entstehenden Torsionen, zum grössten Theil aus dieser Ursache erklären.

Andere äussere Torsionsursachen.

Eine zweite Ursache, welche in der Natur und in den Versuchen sehr häufig Torsionen, und zwar in beiden Richtungen verursacht, ist durch die Blattstellung gegeben. Es ist eine allgemeine Beobachtung, dass bei den Schlingpflanzen die Blätter fast niemals auf der Innenseite der Spirale stehen. Wäre eine morphologische Seite überall die innere, so müsste wenigstens bei spiraliger Blattstellung von Zeit zu Zeit ein Blatt auf der Innenseite stehen, und da dieses nicht stattfindet, so muss es dafür eine bestimmte Ursache geben. [1]) Bei älteren Stengeln ist es nicht mehr möglich diese Ursache zu entdecken, in den noch wachsenden sich schlingenden Sprossgipfeln gelingt dieses aber leicht. In diesen kommt es gar nicht selten vor, dass ein Blatt genau auf der Innenseite der Spirale steht; es verhindert dadurch die betreffende Windung sich bei ihrem Strecken ohne Weiteres der Stütze anzulegen. Dieses hat zur Folge, dass das Blatt gegen die Stütze gedrückt wird. Ist nun das Blatt nicht genau gegen die Achse der Stütze gerichtet, oder wird es durch irgend eine geringe Ursache nur etwas aus dieser Richtung heraus bewegt, so muss es durch den genannten Druck neben der Stütze hin, entweder nach rechts oder nach links, seitwärts gleiten, was nur geschehen kann, wenn der obere Theil seines Internodiums eine entsprechende Torsion erfährt. An im Zimmer in Töpfen gezogenen Pflanzen, zumal beim Hopfen, hatte ich vielfach Gelegenheit, diesen Vorgang genau zu verfolgen; einige Male schnitt ich das betreffende Blatt, sobald es dem Anschliessen der Windung hinderlich wurde, mit der Scheere dicht am Stengel ab; in solchen Fällen legte sich der betreffende Theil des Stengels ohne Torsion, oder doch ohne stärkere Torsion als die über und unter ihm befindlichen, der Stütze an.

---

1) Dutrochet, Compt. rendus 1844, p. 301, der diese Erscheinung und die dadurch entstandene Torsion beobachtete, erklärt sie folgendermaassen: „Chez une tige enroulée en spirale sur un support, les feuilles, en se portant toutes du côté le plus éclairé, produisent par ce mouvement, dans la tige qui les porte, une torsion qui est quelquefois en sens inverse de celui de sa torsion normale".

Noch durch andere Ursachen können zufällig oder absichtlich Torsionen in der falschen Richtung erhalten werden. Wenn ein nicht-windender Spross an eine Stütze angebunden wird, die Ligatur aber ziemlich nahe an der Endknospe gemacht wird, strebt der jüngste, schon tordirte Theil des Sprosses seine Torsion zu vergrössern. Wäre die Knospe frei, so würde er diese um ihre Achse drehen, jetzt aber kann dieses nicht stattfinden. Entweder wird die Vermehrung der Torsion dadurch unmöglich (so in mehreren Versuchen mit Phaseolus multiflorus), oder der jüngste noch weiche Stengeltheil unterhalb der Ligatur wird durch die unteren Theile gezwungen, sich in einer der gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung zu tordiren. Eine solche Torsion ist, wie die Einrichtung der Versuche zeigt, immer auf eine kleine Strecke beschränkt. Mehrere gewöhnlich stark nach links drehende Arten von Convolvulaceen zeigten mir diese Erscheinung; bei Calystegia Sepium, z. B. erhielt ich in einem Falle eine rechtsläufige Torsion von 1¾ Windung auf einer 3, 5 Cm. langen Strecke, bei Quamoclit luteola in einem Versuche eine rechtläufige Torsion von 360°, in einer 2 Cm. langen Strecke. Oberhalb der Ligatur war die später eintretende Torsion wieder linksläufig.

Bei Calystegia Sepium gelang es mir bei Sprossen, welche ich oberhalb des schon tordirten Theiles fest an ihre Stütze gebunden hatte, durch mechanische rechtsläufige Torsion der jüngeren Theile eine bleibende rechtsläufige Torsion zu verursachen, indem ich jedesmal die Endknospe an die Stütze befestigte, um sie am Detordiren zu verhindern. Oberhalb der so erhaltenen abnormalen Torsion stellte sich aber die normale linksläufige wieder ein.

Aus diesem und dem vorhergehenden Abschnitte ergiebt sich also, dass ausser der normalen aus innerer Ursache entstehenden Torsion noch vielfach, zumal in windenden Stengeln, durch äussere Ursachen Torsionen entstehen können. Die Richtung dieser ist entweder der der normalen Torsion entgegengesetzt, oder mit ihr gleichläufig.

Nutation der Spitze schlingender Sprosse.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde mitgetheilt, dass die Spitze von um hinreichend dünne Stützen sich windenden Schlingpflanzen immer in einem nach der Stütze concaven, meist fast horizontalen Bogen absteht (S. 234) und dass in den höchsten, schon geschlungenen Theilen der Pflanze eine Torsion stattfindet, welche der normalen, aus inneren Ursachen entstehenden Torsion entgegengesetzt gerichtet ist, und als äussere Ursache die einseitige Last

der Endknospe auf die jungen torsionsfähigen Theile erkennen lässt. (S. 243) Die Combination dieser beiden Ergebnisse führt zu einem neuen Resultate.

Der Torsion der jüngsten geschlungenen Theile zufolge müsste die gebogene Spitze im Kreise herumgeführt werden, und zwar rechtsläufig, weil die Torsion selbst rechtsläufig ist. Sie müsste sich also senken, und sobald die Bewegung etwa 90° erreicht haben würde, würde die Ursache einer weiteren Torsion aufgehört haben. Da nun aber, wie die Beobachtung zeigt, die Endknospe nicht abwärts, sondern fortwährend nach innen, nach der Stütze gebogen ist, muss in der Spitze selbst eine Bewegung stattfinden, welche fortwährend der Torsion entgegenwirkt. Wie leicht einzusehen, kann diese Ursache nur eine Nutation sein, und zwar nur eine linksläufige, also der gewöhnlichen Nutation der Gipfel nicht windender Sprosse gleichgerichtete. Es ist leicht, sich von dem Vorhandensein dieser Nutation durch die Beobachtung zu überzeugen. 1) Die Geschwindigkeit dieser Nutationsbewegung ist viel geringer als die der gleichen Bewegung der Gipfel nicht schlingender Sprosse; hierbei ist aber an die von Darwin (l. c. S. 8) beobachtete Thatsache zu erinnern, dass die äusserste Spitze nutirender Sprossgipfel oft eine viel langsamere Bewegung zeigt als die älteren, noch nutirenden Internodien.

Wie leicht einzusehen ist, hängt die wirkliche Richtung der äussersten gebogenen Spitze des windenden Sprosses von dem Verhältnisse der Torsionsgeschwindigkeit und der Nutationsgeschwindigkeit ab; nur wenn diese beide gleich sind, kann die Knospe fortwährend die nämliche Lage behalten. Die Torsionsgeschwindigkeit hängt nun offenbar von dem mechanischen Moment der Endknospe, und diese von der Krümmung der Spitze ab. Die Krümmung der Spitze ist aber die Nutationskrümmung, und man sieht, dass in den betrachteten Fällen für die constante nach der Stütze concave Biegung der Spitze ein bestimmtes Verhältniss zwischen der Grösse der Nutationskrümmung und der Nutationsgeschwindigkeit erforderlich ist.

Das Winden hängt aber auf's Innigste mit dieser constanten Richtung der Spitze zusammen. Weitere Untersuchungen auf dem hier

1) Hiermit erledigt sich auch der Einwurf Hofmeister's (Pflanzenzelle S. 339) gegen die Ansicht Darwin's, dass nur die Annahme einer Reizbarkeit das Erlöschen des Vermögens die Nutation fortzusetzen an den Contactstellen erklären kann. Es erlischt dieses Vermögen an diesen Stellen eben nicht, sondern die Wirkung der Nutation wird scheinbar durch die Torsion aufgehoben.

angedeuteten Weg werden wahrscheinlich zu der Entdeckung wichtiger Thatsachen für eine Theorie des Schlingens führen.

II. ALLGEMEINER THEIL.

Die Schlingpflanzen zeichnen sich durch bestimmte, vom Wachsthum verursachte Bewegungen aus, welche bei anderen Pflanzen entweder nur in geringerem Maase vorhanden sind, oder gänzlich fehlen. Es sind dies die rotirende Nutation, das Schlingen und die Torsion.

Der Gipfeltheil nicht windender Stengel von Schlingpflanzen, oder auch derjenige windender Stengel, nachdem sie das Ende ihrer Stütze erreicht haben, hängt in einem meist ziemlich weiten Bogen über: das Wachsthum auf der convexen Seite ist aus inneren Ursachen in jedem Augenblicke stärker, als das der concaven, sonst würde der Gipfel sich geotropisch senkrecht stellen müssen. Beobachtet man einen solchen Gipfel einige Stunden hindurch, so sieht man, dass er nicht immer nach der nämlichen Seite überhängt, sondern sich nach und nach, nach allen Seiten richtet, und dabei seine jüngsten Theile in einem Kreise herumführt. In vielen Fällen liegt die ganze Krümmungen fortwährend in einer, ihre Richtung wechselnden vertikalen Ebene, und ist die von der Spitze beschriebene Linie einem Kreise sehr ähnlich; in anderen Fällen bildet der überhangende Gipfel eine mehr complicirte Curve, und weicht die beschriebene Linie mehr oder weniger von einem Kreise ab. Die Richtung dieser kreisförmigen Bewegung ist für jede Art eine constante, die meisten Schlingpflanzen bewegen ihre Gipfel nach links, der Bewegung eines Uhrzeigers entgegengesetzt.

Zieht man, während der Gipfel z. B. nach Norden überhängt, eine Längslinie mit Tusche auf der convexen Seite, so beobachtet man Folgendes. Zur Vereinfachung denke ich mir eine Art, deren kreisförmige Bewegung nach links gerichtet ist. Die Spitze geht also von Norden nach Westen. Dabei bleibt aber die schwarze Linie nicht auf der convexen Seite, sondern sie rückt allmählig seitwärts von der Krümmung, und wenn der Gipfel nach Westen gerichtet ist, liegt die Linie nach der Seite, welche im Augenblick bei der Bewegung voran geht. Nach einer weiteren Bewegung von 90°, wenn also der Gipfel nach Süden schaut, liegt die Linie auf der concaven Seite; bei einer Richtung des Gipfels nach Osten liegt sie auf der Hinterseite des sich bewegenden Gipfels, und wenn der Gipfel wieder seine ursprüngliche Stelle eingenommen hat, ist auch

die bezeichnete Linie wieder zur convexen geworden. Schaut man nicht von oben, sondern von der Seite, z. B. von Süden her nach einem solchen Gipfel während einer ganzen Umdrehung, so bleibt die bezeichnete Linie immer dem Beobachter zugewendet. Es geht aus dieser Darstellung hervor, dass in jedem Augenblick eine andere Seitenlinie convex ist, also in ihrem Längenwachstum die übrigen Seiten überwiegt. Es ist daher diese Bewegung eine Nutation. Das stärkste Längenwachsthum geht immer von einer Seitenlinie auf die nächstfolgende über, schreitet regelmässig um den Stengel herum, dadurch entsteht die kreisförmige Bewegung, die also mit dem Namen rotirende Nutation zu belegen ist.

Nicht immer ist die rotirende Nutation so einfach wie hier beschrieben. Denkt man sich, dass in verschiedenen Querschnitten des Stengels das stärkste Längenwachsthum einer Seitenlinie sich nicht mit gleicher Geschwindigkeit um den Stengel herum bewegt, so entsteht natürlich eine in verschiedenen Punkten nach verschiedenen Richtungen gebogene Linie, deren Form sich fortwährend verändert. In der Natur tritt eine solche mehr complicirte Curve sehr oft dadurch auf, dass die Geschwindigkeit der genannten Bewegung desto kleiner wird, je näher der betrachtete Querschnitt der Spitze des Sprosses liegt. Dadurch ist an den jüngeren Theilen die im Ganzen vorangehende Seite einmal concav, ein andermal wieder convex.

Bisweilen kommt es auch vor, dass der nutirende Gipfel sich grade streckt und sich nach der gegenüberliegenden Seite hinüberbiegt.

Wird an einem rotirend nutirenden Sprossgipfel einer Schlingpflanze eine Stelle des überhangenden Theils, z. B. der höchste Punkt des Bogens, durch irgend welche Ursache festgehalten, so hört selbstverständlich die normale Nutationsbewegung auf. Die freigebliebene Spitze müsste jetzt um eine durch die Achse des Stengels an der festgehaltenen Stelle gezogene grade Linie als Achse weiter nutiren, und anfänglich findet dieses auch statt: die Spitze erhebt sich auf derjenigen Seite, welche bei der Nutation voranging, bis ihre Krümmungsebene etwas über die horizontale hinausgekommen ist, bis ihre Krümmung also vom Befestigungspunkte nach der Spitze zu schief aufsteigt. Man kann die von ihr gebildete Curve in diesem Augenblick als den Theil einer Schraubenwindung betrachten, deren Achse vertikal steht. Aus einer einfachen geometrischen Betrachtung zeigt sich leicht, dass diese Schraubenlinie in der nämlichen Richtung aufsteigt, in der die roti-

rende Nutaton stattfindet. Bei den meisten Arten von Schlingpflanzen wird also diese Schraubenlinie sich zugleich im Kreise nach links und aufsteigend bewegen; eine solche Linie bezeichnet man als eine linksgerichtete oder linksläufige.

Nachdem die frei gebliebene Spitze bei ihrer rotirenden Nutation eine solche Stelle erreicht hat, dass die Linie ohne merklichen Fehler als ein Theil einer mit der Nutation gleichläufigen Schraubenlinie betrachtet werden darf, hört die normale, rotirende Nutationsbewegung dieser Spitze auf, und wächst sie in dieser Schraubenlinie weiter, und bildet, wenn keine weiteren äusseren Umstände sie beeinflussen, einen grösseren Theil einer Windung, oder sogar eine bis mehrere ganze Windungen.

Die Entstehung dieser Windungen ist unabhängig von der Weise, auf welche die Verhinderung der Nutation stattfindet. In der Natur findet diese gewöhnlich dadurch statt, dass der Gipfel eben durch seine Nutationsbewegung mit einer Stütze in Berührung gebracht wird. Da selbstverständlich die Stütze sich dabei auf der Vorderseite der Nutation befindet, werden sich die Schraubenwindungen, falls die Stütze dünn ist, um diese herum, aber zunächst in einiger Entfernung von ihr bilden; ist die Stütze dicker, so müssen sie sich ihr sogleich anlegen. Ueberschreitet die Dicke der Stütze aber eine gewisse Grösse, so kann die entstehende Windung sich ihr nicht mehr anschmiegen, sondern sie wird sich neben ihr entwickeln. Künstlich kann man irgend einen Punkt des nutirenden Gipfels auf jede Art festhalten: immer bekommt man die nämliche Schraubenwindung. Am lehrreichsten ist aber folgender Versuch. Man stellt einen graden, dünnen Eisendraht senkrecht neben der Pflanze auf und drückt ihn leise an die Hinterseite des nutirenden Gipfels. Damit dieser sich nicht von ihm wegbewege, klebt man ihn vorsichtig mit ein wenig Gummi an. Demzufolge entstehen die Windungen, die aber jetzt nicht um die Stütze herum, sondern neben ihr liegen. (Siehe Seite 231).

Diese zuerst entstehenden Windungen sind, gleichgültig ob sich eine Stütze in ihrer Mitte befindet oder nicht, wenig steil und sind darin den jüngsten Windungen um Stützen schlingender Stengel ähnlich, welche auch, wenn die Stütze hinreichend dünn ist, dieser nicht anliegen, wie die älteren Windungen es thun (S. 234 und 235).

Ich betrachte jetzt das weitere Wachsthum der gewundenen Stellen, und zwar zunächst in dem einfachsten, seltenen Fall, dass sich keine Stütze in ihrer Mitte befindet (Seite 234 und 235). In

diesem Falle sieht man, während die gewundene Strecke selbst bedeutend in die Länge wächst, die Windung steiler werden, und dabei ihren Radus verkleinern. Die Windung streckt sich, und wenn der Radius Null geworden ist, ist der Schraubenumgang in einen Torsionsumgang verändert. Der betreffende Stengeltheil steht dabei durch seinen Geotropismus senkrecht und trägt die jüngeren Theile auf seinem oberen Ende. Da für diese jetzt jede Störung der Nutation aufgehört hat, verliert sich auch in den jüngeren Theilen die Schraubenlinie und die rotirende Nutation findet wieder in normaler Weise statt.

Anders verhält sich die Sache wenn sich ein fester Körper, eine Stütze in der Achse der Windungen befindet. Da man meist nur bei Benutzung von dünnen (1—2 Mm. dicken) Stützen zu einer klaren Einsicht gelangen kann, denke ich mir eine solche in der Achse der Schraubenlinie. Zunächst hat diese noch keinen Einfluss: die betrachtete Windung wird steiler und enger, bis sie die Stütze berührt. Indem sie jetzt strebt sich weiter zu strecken, drückt sie sich der Stütze eng und fest an und schiebt sich in ihrem höheren Theil etwas an diese hinauf. Auf diese Weise legen sich immer höhere und höhere Windungen an die Stütze an; dadurch wird fortwährend die rotirende Nutation der neu sich entwickelnden jüngsten Theile verhindert, und dise bilden also fortwährend einen Theil einer Schraubenwindung mit grösserem Durchmesser als der der Stütze, also frei von dieser abstehend. So schlingt sich der Stengel immer weiter an die Stütze aufwärts, indem er durch die älteren Windungen kräftig an diese befestigt wird, bis er das Ende der Stütze erreicht. Die erste über das Ende hervorragende Windung kann sich wieder gänzlich strecken, und es fängt also wie bei Windungen, welche gänzlich ohne Stütze gebildet worden sind, bald die normale, rotirende Nutation wieder an. Es sucht, so zu sagen, die Pflanze eine neue Stütze auf.

Aus dieser Darstellung geht hervor, dass Schlingpflanzen sich nur um senkrechte oder wenig von der Vertikalen abweichende Stützen winden können.

Die dritte oben erwähnte, allgemeine Eigenschaft der Schlingpflanzen ist die Torsion oder Drehung des Stengels um seine Achse. Diese Torsion ist bei vielen Arten von Schlingpflanzen sehr leicht an der Richtung der Leisten, Haarstreifen u. s. w. auf der Oberfläche des Stengels zu erkennen: In den jüngsten Internodien laufen diese mit der Achse des Stengels parallel, in den älteren beschreiben sie mehr oder weniger steile Schraubenlinien um diese herum. In

nicht windenden Sprossen ist die Torsion gewöhnlich stärker entwickelt als in windenden.

In einem ausgewachsenen tordirten Internodium ist eine solche Leiste oder Haarstreif selbstverständlich länger als die grade gebliebene Achse des Stengels, und da sie im jungen Internodium mit der Achse parallel lief, hat ihr Längenwachsthum zu irgend einer Zeit das der Achse übertroffen. Die Fähigkeit zur Torsion entsteht also dadurch, dass eine äussere Cylinderschicht die Fähigkeit hat, aus inneren oder äusseren Ursachen (zu Ende des Längenwachsthums des betreffenden Querschnitts) stärker in die Länge zu wachsen als die inneren Theile. Je grösser diese Fähigkeit zur Torsion, je mehr Torsionswindungen unter gleichen Umständen in einer gleichlangen Strecke des Stengels entstehen werden. Diese Torsionsfähigkeit ist aber bei den verschiedenen Arten von Schlingpflanzen äusserst verschieden, und zwar zeigen im Allgemeinen die am besten windenden Arten auch die stärkste Torsion in ihren nicht windenden Sprossen.

Von dieser Torsionsfähigkeit ist die Richtung der wirklich eintretenden Torsion genau zu unterscheiden. Ist die entstehende Torsion von äusseren Ursachen bedingt, so hängt ihre Richtung selbstverständlich von diesen ab; entsteht aber eine Torsion aus inneren Wachsthumsursachen, so ist ihre Richtung eine für jede Art constante und fällt mit einer einzigen Ausnahme immer mit der der Nutation und des Windens zusammen. Diese durch innere Ursachen bedingte Torsion ist eine an nichtwindenden Sprossen klar hervortretende allgemeine Erscheinung bei den Schlingpflanzen (Seite 229). An windenden Stengeln ist die Torsion zwar eine ebenso allgemeine, wenn auch nicht so ausgeprägte Erscheinung; da sich hier mit der inneren Ursache vielfache äussere, ihr theilweise entgegenwirkende, theilweise unterstützende Ursachen combiniren, sind die Verhältnisse hier oft viel complicirter.

Eine sehr oft, vielleicht allgemein vorkommende äussere Torsionsursache ist das Gewicht der Endknospe. Die äusserste Spitze schlingender Sprosse steht, wenigstens bei dünnen Stützen, in einem grösseren oder kleineren, nach der Stütze hin concaven Bogen von der Stütze ab, dadurch wirkt das Gewicht der Endknospe als eine einseitige Belastung auf die höchsten gewundenen Theile, wodurch in diesen eine Torsion entsteht, welche immer der normalen entgestellt ist (Seite 242).

Zum Schlusse habe ich noch das Zusammenwirken der Nutation und der Torsion, sowohl bei windenden als bei nicht-windenden

Stengeln von Schlingpflanzen zu besprechen. Beide Ursachen führen die übergebogene Spitze im Kreise herum. Bei nicht-windenden Stengeln wirken beide in der nämlichen Richtung, die Nutation führt die Spitze aber in demselben Zeitraume mehrere Male herum, in welchem die Torsion der älteren Theile, welche hier aus inneren Wachsthumsursachen entsteht, sie nur einen ganzen oder einen halben Kreis bewegt. Es erhöht die Torsion also die Geschwindigkeit der durch die Nutation entstehenden kreisförmigen Bewegungen der Spitze um ein Geringes (Seite 241). Bei schlingenden Stengeln wird oft die aus inneren Ursachen entstehende Torsion von der durch die einseitige Last der Endknospe verursachten gänzlich überwunden. Diese Torsion würde die gebogene Spitze in einer der Nutation entgegengesetzten Richtung herumführen; soweit meine Beobachtung reicht, halten die Nutation und die Torsion sich aber nahezu das Gleichgewicht, so dass die Spitze mit geringen hin- und hergehenden Bewegungen, doch immer ihre concave Seite der Stütze zukehrt. Auf den ersten Blick würde man hier weder Nutation noch Torsion vermuthen, eine auf den Gipfel gemachte Längslinie läuft aber um die Achse des Stengels herum und zeigt dadurch die Existenz beider Erscheinungen leicht und deutlich an (S. 245).

Es sei mir erlaubt, die Hauptsätze, welche ich als das Ergebniss meiner Arbeit betrachte, nochmals kurz zu wiederholen:

Die Schlingpflanzen besitzen keine Reizbarkeit. Jede Längskante des Stengels kann beim Schlingen zur concaven Seite werden; im noch wachsenden Theil des windenden Stengels finden sogar sehr gewöhnlich Torsionen statt, denen zufolge auf einer bestimmten Strecke die verschiedenen Seitenlinien des Stengels successive zur concaven, die Stütze berührenden Seite werden. Die Verhinderung der rotirenden Nutation verursacht die Entstehung von Schraubenwindungen. Die Schraubenwindungen strecken sich bei ihrem weiteren Wachsthum und drücken sich dadurch einer in ihrer Mitte befindlichen Stütze an; fehlt die Stütze, so streckt der betreffende Theil sich grade. In windenden Stengeln combiniren sich mit der aus innerer Wachthumsursache entstehenden Torsion, vielfache, von äusseren Ursachen bedingte, ihr gleich oder entgegengesetzt gerichtete Torsionen.

(Arbeiten des Botanischen Instituts in Wurzburg I, 3, 1873 p. 302).

OVER EENIGE MECHANISCHE EIGENSCHAPPEN VAN GROEIENDE PLANTENSTENGELS.

De onderzoekingen, in de laatste jaren over den lengtegroei van plantendeelen gedaan, hebben een groot aantal feiten, die vroeger geheel onbekend waren, aan het licht gebracht en als het ware een geheel nieuw gedeelte aan de Plantenphysiologie toegevoegd. Deze onderzoekingen zijn thans zoover gevorderd, dat men er aan denken mag een theorie van den groei der planten op te stellen. In de laatste uitgave van het *Lehrbuch der Botanik* (1873) werden door Sachs reeds enkele hoofdtrekken voor deze theorie aangeduid, doch voor en aleer zij volledig ontworpen kan worden, moeten nog verscheidene vragen proefondervindelijk beantwoord worden. Ik heb getracht dit antwoord voor eenige vragen te leveren en wensch het gevonden resultaat hier voorloopig mede te deelen. Vooraf echter zij het mij veroorloofd enkele der voornaamste gezichtspunten over den groei van plantendeelen aan te stippen, ten einde de betrekking der door mij onderzochte vragen tot de geheele quaestie duidelijk uiteen te kunnen zetten.

Alle groei geschiedt door intussusceptie: tusschen de moleculen van het groeiend lichaam worden nieuwe moleculen afgezet, die daarbij de eersten uitéëndringen en zóó het geheel vergrooten.

De groei van de grootere organen der planten berust op den groei van de afzonderlijke cellen, waaruit deze deelen bestaan, en wel bijna uitsluitend op dien der celwanden. Het naaste doel van een theorie van den groei is dan ook te verklaren hoe de intussusceptie in een celwand door die verschillende omstandigheden bepaald wordt, van welke wij weten, dat zij een invloed op den groei uitoefenen.

Kiezen wij, duidelijkheidshalve tot voorbeeld van een groeiend plantendeel, een stengel, als het orgaan dat in dit opzicht het uitvoerigste onderzocht geworden is.

In een stengel van gemiddelden ouderdom kan men drie deelen onderscheiden, namelijk de eindknop, waarin door voortdurende celdeeling nieuwe geledingen en knoopen gevormd worden, en waaruit deze als het ware voortdurend naar buiten geschoven worden, het in de lengte groeiende deel, waarin uitsluitend de verlenging van den stengel plaats vindt, doch alleen door strekking,

zonder deeling der cellen, en eindelijk het uitgegroeide deel, waarin geen verlenging, doch hoogstens nog diktegroei waargenomen wordt. Het tweede gedeelte willen wij nader beschouwen. De cellen daarin hebben over het algemeen een langgerekte, dikwerf cylindrische gedaante. Bij den lengtegroei verlengt zich dus het gedeelte van den celwand, dat met de as der stengels evenwijdig loopt.

In zulk een cylindrische cel nu, trekt de inhoud water uit de omgevende cellen tot zich en tracht zich daardoor uit te zetten. Wordt door de wortels voortdurend water aangevoerd, zoo zwelt de inhoud dezer cellen werkelijk aan. De kracht, waarmede dit geschiedt, is voldoende om den rekbaren celwand uit te rekken en zoodoende het volumen der cel te vergrooten. De celwand is echter elastisch, d. i. hij tracht zijn oorspronkelijke grootte weer aan tenemen; hij geeft dus aan de uitrekkende kracht, die door den inhoud op hem uitgeoefend wordt, slechts zoolang toe, totdat, na een zekere vergrooting van den celinhoud, de spanning in den wand zóó groot geworden is, dat zij een verder aanzwellen verhindert. De uitrekking van de cel heeft voornamelijk in de lengte plaats gehad, het zijn dus vooral de sterk groeiende celwanden, die sterk uitgerekt zijn.

Dat werkelijk in krachtig groeiende plantenstengels de cellen zeer sterk uitgerekt zijn, kan men rechtstreeks waarnemen, door afgesneden stengels te laten verwelken, waardoor de celinhouden het opgenomen water ten deele verliezen, en dus aan de celwanden de gelegenheid gegeven wordt zich weêr samen te trekken. Een meting van het stengeldeel vóór en na het verwelken toont dan een meestal zeer aanzienlijke verkorting aan.

Theoretische beschouwingen maken het zeer waarschijnlijk, dat deze uitrekking een belangrijken invloed op den groei uitoefent, ja dat met haar de geheele groei ten nauwste samenhangt. De bedoelde uitrekking toch is, in vergelijking met de zeer geringe grootte der cellen aanzienlijk te noemen, daarbij kan de elasticiteiteiteitsgrens overschreden, d. i. een blijvende verlenging door eenvoudige uitrekking veroorzaakt worden. Wordt nu deze blijvende abnormale verlenging door den lengtegroei in een normale verlenging veranderd, hetgeen noodzakelijk plaats zal vinden, zoo is dan de celwand langer geworden en kan dezelfde uitrekkende kracht den langeren celwand op nieuw uitrekken en daarbij weêr zijn (nieuwe) elasticiteitsgrens doen overschrijden. Dit heeft wêer een vermeerdering van groei ten gevolge, en zoo zou het voortgaan;

steeds rekt de opzwelling van den inhoud den wand en doet hem daardoor groeien; de groei echter maakt een verdere opzwelling van den inhoud en uitrekking van den celwand mogelijk.

Rechtstreeksche proeven moeten over de juistheid dezer beschouwing beslissen, en een uitwerking daarvan in bizonderheden mogelijk en vruchtbaar maken.

Een der belangrijkste verschijnselen, die bij den lengtegroei ontdekt en door talrijke proeven bewezen zijn, is het feit, dat de groei van elke cel kort na haar ontstaan eerst langzaam is, dan hoe langer hoe sneller wordt, om daarna weêr langzamer en langzamer te worden, en eindelijk op te houden. Dit toenemen der groeisnelheid in den aanvang en het afnemen in het laatste gedeelte van den geheelen groeitijd wordt door Sachs de groote periode van den groei genoemd en kan op tweeërlei wijzen bewezen worden. De eerste is die, dat men dicht onder de eindknop van een krachtig groeienden stengel een kleinen gordel door twee fijne, liefst met O. I. inkt te trekken lijnen begrenst, en dagelijks den afstand van deze beide lijnen meet. De verschillen van de zoo van dag tot dag gevonden lengten geven den groei gedurende die dagen aan; men behoeft al deze waarden slechts op dezelfde oorspronkelijke lengte te reduceeren, om ze met elkander te kunnen vergelijken. Gewoonlijk vindt men dan, dat de groei eerst snel toeneemt en later langzaam afneemt, niet zelden echter gebeurt het omgekeerde en grijpt het toenemen in intensiteit langzaam, doch het afnemen snel plaats. Bij de tweede methode vergelijkt men niet de successieve verlengingen van één bepaald gedeelte van een stengel, maar de gelijktijdige verlengingen van al de verschillende nog groeiende deelen des stengels. Het is toch duidelijk, dat in een groeienden stengel de cellen des te ouder zullen zijn, naarmate zij verder van den top verwijderd zijn, daar aan den top in de eindknop de vegetatie-kegel aangetroffen wordt, waarin zich voortdurend nieuwe cellen vormen, en waaruit deze als het ware steeds naar onderen uitgeschoven worden. Brengt men nu op zulk een stengel fijne dwarslijnen als merken op gelijke afstanden aan, en meet men na verloop van eenige uren, of van een dag, de afstanden dezer merken, zoo ziet men dat die, welke zeer dicht bij den top liggen, weinig toegenomen zijn, die daarop volgen meer, dan enkele zeer sterk, dan weêr minder en minder, terwijl eindelijk het toenemen onmerkbaar wordt en ophoudt. Even als de vorige methode bewijst ook deze waarneming het bestaan der groote periode.

De vraag naar de oorzaak dezer groote periode is een der voor-

naamste,welke een theorie van den groei moet kunnen beantwoorden. Om tot dit antwoord te geraken behoort men te trachten alle oorzaken, van welke men vermoeden kan dat zij bij dit verschijnsel een rol spelen, zoo nauwkeurig mogelijk te onderzoeken. En in de eerste plaats rijst hier de vraag of niet de uitrekking van de celwanden door den water aantrekkenden celinhoud hierbij in het spel is, of zelfs wellicht een der voornaamste oorzaken vormt.

Met dit doel heb ik mij de vraag voorgelegd, in welke cellen de uitrekking door den inhoud de grootste is of dit wellicht diegene zijn, wier groei het sterkste is, en of dus het toenemen der uitrekking met een toenemen der groeisnelheid, het afnemen der eerste ook met een afnemen der laatste gepaard gaat? De bij deze proeven gebruikte methode berust op het volgende beginsel. Laat men afgesneden, van hun bladen en zijtakken beroofde stengels vrij in de lucht hangen, zoo verwelken zij ten gevolge van de verdamping van het in hun cellen bevatte water. Verliest echter de celinhoud water, zoo zal de elastisch gespannen celwand zich samentrekken totdat hij de lengte aangenomen heeft, welke hem in ongespannen toestand toekomt. Heeft men nu kort voor den aanvang der proef het groeiende deel van den stengel door fijne dwarslijnen in stukken van b. v. 2 centim. lengte verdeeld, zoo kan men deze in den fletschen, slappen toestand meten, en de ondergane verkorting levert dan een maat voor de in den frisschen toestand aanwezige spanning. Elke cel toch zal zich zoo veel verkort hebben, als zij oorspronkelijk gespannen was. Het is nu niet mogelijk een stengel door verwelken volkomen van alle spanning zijner celwanden te bevrijden, zonder dat door een verder waterverlies een verder inkrimpen van vele cellen ontstaat, waarbij de celwanden zich door het vormen van plooien verkorten. Het is echter duidelijk dat men niet juist dezen toestand behoeft te bereiken; reeds vroeger toch zullen de afdeelingen, wier cellen het sterkst gerekt waren, het sterkst zich samentrekken en daardoor herkenbaar zijn. Een hoofdzaak bij deze proeven is het verder, dat niet door uitwendige oorzaken de verdamping op de eene plaats van den stengel grooter zij dan op de andere, daar dit een sneller verwelken en sneller verkorten van die afdeelingen ten gevolge zou hebben, wier verdamping de snelste is. Daar nu in de meeste stengels de jongste deelen dunner zijn, en een minder verharde epidermis bezitten bestaat er groote kans dat de verdamping hier grooter zal zijn. Het gelukte mij echter zulke plantensoorten uit te zoeken, bij wier stengels dit verschil bijna niet, of in zoo geringe mate werd opgemerkt, dat het op het eindresul-

taat geen invloed had. De onder deze gunstige voorwaarden verrichte proeven leverden het resultaat, dat de grootste verkorting bij het verwelken niet onmiddelbaar onder de eindknop maar eerst op eenigen, dikwijls op een aanzienlijken afstand van deze werd waargenomen.

Om echter op de boven gestelde vragen een rechtstreeksch antwoord te erlangen, werd bij deze proeven te gelijk de groeisnelheid van de verschillende op haar verkorting bij 't verwelken onderzochte afdeelingen van den stengel gemeten. Hiertoe werden de stengels, na van de merken voorzien te zijn, vóór het verwelken eenigen tijd, bij gunstige temperatuur, onder water aan zich zelf overgelaten. Na verloop van 10—16 uur werden zij gemeten; het toenemen der afdeelingen was een maat voor hare groeisnelheid. Na afloop van het verwelken werden de stengels onder water weder frisch gemaakt, en hun groeisnelheid andermaal op dezelfde wijze gemeten. Dit laatste had voornamelijk ten doel te bewijzen, dat de onderzochte afdeelingen tijdens het verwelken niet uitgegroeid geweest waren. De vergelijking van de zóó voor den groei der afzonderlijke 2 Cm. lange afdeelingen verkregen cijfers, met de cijfers, welke de verkorting bij het verwelken dier afdeelingen aangeven, voerde in alle proeven tot het besluit, dat het maximum van groeisnelheid met het maximum van verkorting bij het verwelken samenviel. Daaruit mag men afleiden, dat de celwanden van die cellen, welke het snelste groeien, het sterkst door haar inhoud uitgerekt worden. Vermeerdering van groeisnelheid ging met toenemen der uitrekking, vermindering van de eerste met afnemen der laatste gepaard. Dit feit wijst er op, dat deze uitrekking bij de groote periode in elk geval een belangrijken rol speelt.

Het was daarom van belang, de rekbaarheid zelve der celwanden na te gaan, en te onderzoeken hoe deze van den ouderdom der cellen afhangt. Kon men over een groeienden stengel beschikken, waarin alle cellen geopend waren en waarin dus nergens meer een drukking van den inhoud op den wand plaats vond, zoo behoefde men dezen slechts kunstmatig uit te rekken, en de verlenging aan vooraf op gelijke afstanden aangebrachte merken af te lezen. Daar echter in een levenden stengel bijna altijd een spanning tusschen den celinhoud en den wand heerscht, en deze spanning daarenboven door het uitrekken van den stengel niet onbelangrijk verandert, zoo komt het mij voorloopig niet mogelijk voor, deze proeven anders dan onder het microscoop te nemen. Voordat men hiertoe overgaat, behooren echter eenige vragen beantwoord te wor-

den, welke door macroscopische proeven beslist kunnen worden. Onder deze heb ik vooreerst die naar de rekbaarheid der geheele pral met water gevulde, krachtig groeiende cellen uitgekozen en aan een onderzoek onderworpen. Het is daartoe voldoende de uitrekking van de op den stengel gemerkte 2 Cm. lange afdeelingen bij een willekeurige rekkende kracht te meten, en met de kort te voren verkregen cijfers voor den groei der zelfde afdeelingen te vergelijken.

De in deze richting genomen proeven toonden, dat de rekbaarheid der afzonderlijke gordels van den stengel dicht onder de eindknop de grootste is, en van daar af voortdurend afneemt; m. a. w. hoe ouder de onderzochte afdeeling, des te geringer hare rekbaarheid. Dit vindt ook in die gevallen plaats, waarin de groeisnelheid van den top des stengels af, eerst toeneemt, dan op eenigen afstand een maximum bereikt, en later weêr afneemt. Het is duidelijk, dat hieruit geen conclusie omtrent de rekbaarheid der celwanden met zekerheid kan getrokken worden, want ten eerste bevinden zich deze reeds in het begin van de proef in gedeeltelijk gerekten toestand, en is dus de waargenomen uitrekking, bij de het snelst groeiende cellen, slechts het verschil tusschen de werkelijke rekbaarheid der celwanden en de vooraf aanwezige uitrekking. Ten tweede ontstaan door het uitrekken veranderde spanningen tusschen inhoud en wand, die een belangrijken invloed op de rekbaarheid kunnen uitoefenen.

Innig verwant met de vraag naar de rekbaarheid is die, naar de buigzaamheid en tordeerbaarheid van groeiende plantendeelen. Daar door den groei, onder zekere omstandigheden, zoowel torsiën als vooral buigingen kunnen tot stand gebracht worden, is het van belang ook deze beide eigenschappen te kennen. Haar afhankelijkheid van den ouderdom der cellen heb ik daarom eveneens aan een onderzoek onderworpen. Bij die proeven behoorden dezelfde voorzorgen, en dezelfde keus der exemplaren in acht genomen te worden, als bij de zoo even vermelde over rekbaarheid. Ook haar resultaat heeft slechts betrekking op de geheele cellen, geenszins op de afzonderlijke celwanden. Het is geheel in overeenkomst met dat omtrent de rekbaarheid. Men treft n.l. de grootste buigzaamheid en de grootste tordeerbaarheid in de onmiddelijke nabijheid van de eindknop aan; van daar af nemen beide eigenschappen naar het oudere deel van den stengel toe steeds af. Dit is ook dan het geval wanneer het maximum van den groei zich op eenigen afstand van de eindknop bevindt. Het spreekt van zelf dat voor deze proeven

slechts zoodanige stengels gebruikt konden worden, die over de geheele lengte van het in de lengte groeiende deel ten minste ongeveer even dik waren.

De onderzoekingen, waarvan in deze regels de voornaamste resultaten kort en voorloopig medegedeeld zijn, en die in het vierde stuk der „*Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*" uitvoeriger zullen beschreven worden, vormen geenszins een afgesloten geheel. Integendeel, zij werden hoofdzakelijk slechts ondernomen met het doel, om voor een onderzoek over de mechanische eigenschappen van groeiende plantenstengels bepaalde uitgangspunten te verkrijgen. Toch meen ik, dat de mededeeling mijner uitkomsten van eenig belang is, daar in elk geval onze positieve kennis van de verschijnselen van den groei daardoor uitgebreid wordt.

(*Maandblad voor Natuurwetenschappen 1873 No. 2*).

DIE VITALISTISCHE THEORIE UND DER TRANSVERSAL-GEOTROPISMUS.

In der Botanischen Zeitung dieses Jahres S. 17 wird meine Abhandlung „*Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile*" 1) einer Kritik unterworfen von einem Schriftsteller, der bei seinen Untersuchungen einen ganz anderen Standpunkt eingenommen hat, als die meisten übrigen Pflanzenphysiologen: Dr. A. B. Frank, einem Anhänger der „vitalistischen" Schule. In dieser Kritik werden die hauptsächlichsten, von mir selbst aus meinen Versuchen gezogenen Schlüsse grossentheils zugegeben; die von mir experimentell bewiesenen Eigenschaften bilateraler Pflanzentheile aber als für eine Erklärung der betreffenden Glieder unzureichend, in vielen Fällen sogar als unbrauchbar vorgestellt. Ich habe nun eine solche Erklärung keineswegs bezweckt, wie schon der Titel der Abhandlung zeigt. Am Schlusse 2) habe ich sogar hervorgehoben, dass „von einer Theorie der Ursachen der Richtung nicht-vertikaler Pflanzentheile bis jetzt nur einige Grundzüge angegeben werden können." Ich hätte mich also gegen Frank's Polemik gar nicht zu vertheidigen, wenn in seinem Aufsatze nicht vielfach Behauptungen als die meinigen hingestellt und bestritten worden wären, welche ich gar nicht aufgestellt habe 3), und wenn

1) Siehe oben S. 137—199.

2) s. S. 194.

3) So habe ich, z. B. nicht behauptet, dass die horizontalen Zweige von Evonymus und Ulmus keinen negativen Geotropismus besitzen (Frank, l. c. p. 22; vergl. S. 190); nicht aus „lediglich an Fragaria angestellten Versuchen" auf Eigenschaften von Lysimachia, Polygonum und anderen Arten geschlossen (Frank, l. c. p. 35; vergl. p. 190—192); nicht die Krümmungen der Blattrippen nach dem Isoliren aus der Spreite als das einzige Erkennungsmittel der Epinastie hingestellt (Fr., l. c. p. 38, 39; vergl. meine Definition; p. 170); nicht behauptet, dass die Epinastie an und für sich von der Spannung der Spreite paralysirt wird (Fr., l. c. p. 49; vergl. u. A.: p. 181 u. 182); nicht gesagt, dass normal horizontale Blätter sich im Dunklen vertikal stellen (Fr., l. c. p. 50; s. auch oben S. 182; die dort benützten Blattstiele wachsen ja bekanntlich im Freien nicht in horizontaler, sondern in schiefer Richtung). Ebensowenig habe ich behauptet, dass die von mir beobachteten Torsionen keine Wachsthumserscheinungen seien (Fr., l. c. p. 52; siehe oben p. 196); nur ist bei ihnen die Veränderungen des Wachsthums eine Folge der mechani-

darin nicht die von mir widerlegte Hypothese des Transversal-Geotropismus und Heliotropismus wieder hervorgehoben worden wäre.

Um diese Hypothese aufrecht erhalten zu können, wird von Frank ein Satz geleugnet, den ich als selbstverständlich, und durch eine Reihe von in anderer Absicht gemachten Versuchen bewiesen, angenommen hatte, ohne ihn ausführlich zu begründen. Ich meine die Behauptung, dass die von mir für isolirte Pflanzentheile bewiesenen Eigenschaften, diesen auch im unverletzten Zustande, vor ihrer Trennung von der Pflanze zukommen. Diese Annahme hält Frank für unrichtig; er giebt zwar zu, dass die betreffenden isolirten Blattrippen, Blattstiele und sonstigen bilateralen Glieder epinastisch oder hyponastisch, negativ geotropisch und positiv (resp. negativ) heliotropisch seien, meint aber, dass sie diese Eigenschaften erst im Augenblick der Isolirung bekämen und bis dahin transversalgeotropisch und heliotropisch seien (Bot. Ztg. 1873 p. 20—22). Obgleich nun diese Meinung als eine willkürliche, und mit der

---

schen Torsion; u. s. w. Am Allerwenigsten aber habe ich die Richtigkeit der Hypothese des Transversal-Geotropismus für einige Fälle zugegeben (Bot. Ztg. l. c. p. 19; vergl. p. 154, 156), wie Frank so gerne aus einer ähnlich klingenden Stelle meiner Arbeit ableiten möchte.

In Frank's Aufsatze werden eine Anzahl Fragen über die Erklärung einzelner Fälle der Richtung bilateraler Pflanzentheile aufgestellt und constatirt, dass meine Abhandlung darauf keine Antwort giebt (siehe u. A.: Bot. Ztg. p. 51, 53 u. 56). Dazu kann ich nur wiederholen, dass eine solche Erklärung nicht mein Zweck war, dass es mir vorläufig sogar nicht möglich scheint, eine vollständige Erklärung zu geben (vergl. zumal p. 198 und 199).

In den Tabellen p. 188, u. s. w. meiner Arbeit ist zwar von jeder Art nur ein Versuch verzeichnet, es wurden aber immer, wie ich oben angegeben habe, mehrere mit jeder Art gemacht (siehe Frank, l. c. p. 20 u. 23).

Vergleicht man diese Angaben mit der Frank'schen Kritik, so wird man sehen, dass diese sich, mit einer im Texte zu erwähnenden Ausnahme, fast nicht gegen die von mir selbst gezogenen Schlüsse richtet, sondern nur gegen solche, welche Frank als die meinigen hinstellt. Eine Absicht möchte ich in diesen falschen Citaten nicht erblicken, sie lassen sich daraus erklären, dass Frank meine Folgerungen nicht verstanden hat; diese setzen ja auch die Kenntniss einfacher mechanischer Gesetze voraus, welche man, wie ich unten zeigen werde, nach Frank's Meinung nicht für die Erklärung physiologischer Erscheinungen benutzen darf. Ich kann aber nicht unterlassen, den Wunsch auszusprechen, dass Frank sich bei etwaigen späteren Publicationen von der Besprechung und Beurtheilung der Arbeiten Anderer enthalten, und sich auf wörtliche und vollständige Citate beschränken möge.

Ueber die Behauptung Frank's, er habe die geotropischen Bewegungen zuerst als Wachsthumserscheinungen aufgefasst, vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl. p. 755.

herrschenden Auffassung physiologischer Forschungen im Widerspruch stehende bezeichnet werden muss, so scheint sie doch mit den Theorien der von Frank vertretenen „vitalistischen" Schule in Uebereinstimmung zu sein.

Ich will daher versuchen zu zeigen, dass Frank's Ansicht über die Aufgabe wissenschaftlicher Untersuchungen mit den Errungenschaften der Naturwissenschaften überhaupt nicht im Einklang steht, dass er sogar die einfachsten mechanischen Gesetze nicht als allgemein gültig anerkennt, m. a. W., dass Frank's Erklärungsversuche nicht einmal den Namen wissenschaftlicher Hypothesen verdienen, wie ich schon früher für einen speciellen Fall dargethan habe. [1]) Zweitens aber, dass unabhängig von jeder theoretischen Auffassung, meine Annahme sich durch directe Versuche beweisen lässt. Und da Frank den Widerspuch der von mir gefundenen Eigenschaften (deren Richtigkeit er für die isolirten Glieder zugiebt) mit seiner Hypothese nur durch die Verwerfung dieser Annahme zu lösen vermag, und eben in dieser Annahme den Hauptdifferenzpunkt zwischen dem Transversal-Geotropismus und meiner Ansicht erblickt [2]), wird durch diese Versuche die Frank'sche Hypothese ihrer letzten Zuflucht beraubt werden. Mit dem Nachweise der Richtigkeit der genannten Annahme wird also die Hypothese des Transversal-Geotropismus endgültig fallen.

Ueber seine Auffassung des Zweckes und der Methode der physiologischen Wissenschaft hat Frank sich in seiner Arbeit über „*die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen*" nur kurz ausgesprochen; ausführlicher hat er sie in einer späteren Abhandlung [3]) beschrieben. Der grösste Theil dieser Arbeit ist der Untersuchung der Ursachen gewidmet, denen die Blattstiele und Spreiten von *Hydrocharis Morsus Ranae* ihre unter verschiedenen Umständen verschiedene Grösse und Richtung verdanken. Ohne in eine Kritik der Versuche und der direkt aus ihnen gezogenen Schlüsse treten, oder auch eine Uebersicht der hauptsächlichsten Ergebnisse liefern zu wollen, werde ich hier der Deutlichkeit wegen einzelne Resultate erwähnen.

Ueber die Länge der Blattstiele jener Wasserpflanze ergaben die Versuche, dass sie in gewöhnlichen Fällen dem Abstande der sie treibenden untergetauchten Endknospe von dem Wasserspiegel

---

1) siehe S. 154.

2) Frank, l. c. p. 56, 57.

3) Frank, Ueber die Lage und Richtung schwimmender und submerser Pflanzentheile; in den Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von Prof. Dr. F. Cohn 2. Heft, 1872. S. 31—86.

angepasst ist, m. a. W., dass die Blattstiele jedesmal gerade so lang werden, wie sie es eben brauchen, um die Spreite auf der Oberfläche schwimmen zu lassen. Nachdem diese Thatsache sowohl an wild wachsenden, als an in Glasgefässen verschiedener Tiefe cultivirten Exemplaren festgestellt war, stellte Frank Versuche an, um ihre Ursache zu entdecken. Er befestigte zwei *Hydrocharis*-Pflanzen mit ihrem Stocke 118 resp. 104 mm. unterhalb des Wasserniveau, und lies der einen Zeit, in dieser Lage Schwimmblätter zu bilden, der andern aber nicht. Dann stellte er lufterfüllte Glasglocken umgekehrt unter dem Wasser über die jüngsten sich entwickelnden Blätter dieser beiden Pflanzen, und bot diesen dadurch ein künstliches Wasserniveau dar. Als das Wasserniveau der Gefässe wieder auf die frühere Höhe gebracht worden war, hatte das Niveau in den Glocken eine Entfernung von 69 resp. 45 mm. von den Endknospen der Pflanzen. Die jüngsten Blätter erreichten dieses Niveau bald und nahmen schwimmende Lage an. Ihre Blattstiele fuhren aber in beiden Versuchen fort sich zu verlängern, bis sie eine, dem normalen höheren Wasserniveau entsprechende Länge erreicht hatten. Winterknospen von *Hydrocharis*, zur Keimung in grosser Tiefe unter dem Wasserspiegel befestigt, trieben zwar Blätter, bildeten aber nur Blattstiele, wodurch die Blattspreiten keine schwimmende Lage annehmen konnten. In einer zweiten Versuchsreihe hat Frank die Oberseite schwimmender *Hydrocharis*-Blätter durch Auflegen von ganz dünnem Fliesspapier dauernd benetzt. Immer hatte diese Benetzung eine bedeutende Steigerung des Längenwachsthums der Stiele zur Folge.

Die Erklärungen, welche Frank von diesen Erscheinungen giebt, sind die folgenden: 1) „Est ist unzweifelhaft, dass bei *Hydrocharis* eine Schätzung der verschiedenen Wasserdruckkräfte, welche auf zwei, in verschiedenen Wasserhöhen stehende Blätter, oder auch auf ein und dasselbe Blatt hinter einander bei Versenkung nach schon erreichter Schwimmlage einwirken, stattfindet, und dass diese Beurtheilung vorzugsweise das Mass der Längsstreckung der Stiele regulirt"[1]; und 2): Im weiter vorgerückten Zustande, und wenn es schon an seiner Oberseite einmal mit Luft in Berührung gewesen ist, besitze das *Hydrocharis*-Blatt „die Fähigkeit, den Aggregatzustand des die Oberseite berührenden Mediums zu beurtheilen, und hiernach die Streckung seines Stieles zu reguliren[2])."

---

1) Beiträge zur Biol. 2. Heft p. 43. 34.

2) l. c. p. 46; vgl. p. 66.

Die Pflanze besitze also einen Instinct, der von dem der Thiere nicht wesentlich unterschieden ist 1).

Statt einer Zergliederung der ziemlich complicirten beobachteten Erscheinungen, und einer eingehenden Untersuchung der einzelnen sie zusammensetzenden Factoren, findet man hier also die ganz willkührliche Annahme eines Instinctes, einer Fähigkeit einzelner Theile äussere Umstände zu schätzen und zu beurtheilen und darnach des Wachsthum anderer Theile zu reguliren. Ja sogar eine „Erinnerung an früher gehabte Eindrücke" 2), wird zur Erklärung benutzt. Es wäre leicht, die Zahl der sich auf Sinn (S. 47) und Urtheil der *Hydrocharis* beziehenden Citate bedeutend zu vermehren.

Es scheint fast, als ob Frank jede Erklärung annehmen möchte, wenn dazu nur keine mechanischen oder physikalischen Gesetze benutzt werden. Wie weit seine Unterschungsmethode von einer wirklichen experimentellen Forschung verschieden ist, zeigt u. a. sein Ausspruch: „Das Hauptgewicht der Erklärung lege ich darauf, dass dieses Verhalten der Pflanze als ein Resultat der natürlichen Züchtung *hingestellt* wird" 3). Es ist aber einleuchtend, dass die Frage nach der Entstehung bestimmter Eigenschaften der Pflanzen durch natürliche Züchtung, von ihrer rein physiologischen Erklärung vollkommen unabhängig ist. Jene ist eine historische, diese eine physiologische Aufgabe 4).

Eine Bestätigung dieser Vermuthung scheint mir die von Frank gegebene Erklärung der folgenden Beobachtung zu liefern 5). Sie bezieht sich auf den oben mitgetheilten Versuch, wo eine *Hydrocharis*-Pflanze, deren Stock in einem Glasgefässe unter Wasser befestigt war, zwei Schwimmblätter hatte, deren eines in 118 mm. Höhe oberhalb des Stockes auf dem Wasserniveau lag, deren anderes auf dem künstlichen, um 49 mm. tieferen Wasserniveau unter einer umgekehrten lufterfüllten Glasglocke schwamm. Unter diesen Umständen beobachtete nun Frank, dass die unter dem Drucke jener 49 mm. hohen Wassersäule stehende Luft in der Glasglocke allmählig verschwand. „Während des 14-tägigen Versuches würde die über 100 ccm. fassende Glocke mehrmals entleert worden sein, wenn ich nicht in kurzen Zeiträumen durch Einblasen frischer Luft mittelst einer umgebogenen Glasröhre fortwährend dafür gesorgt hätte, dass die Glocke immer nahezu bis an den untern Rand mit

1) l. c. p. 84.
2) Vergl. l. c. p. 43, 44.
3) l. c. p. 84.
4) Vergl. Sachs Lehrb. d. Bot. 3. Aufl. p. 681.
5) Beiträge zur Biol. p. 40.

Luft gefüllt blieb" [1]). Jetzt lese man die von dieser letzteren Thatsache gegebene Erklärung. Auf derselben Seite heisst es, „dass das *Hydrocharis*-Blatt, wenn es an seiner Oberfläche mit Luft in Berührung ist, solche vermöge seiner Vegetation sehr reichlich *verzehrt*". Da nun bei der Assimilation die Kohlensäure durch ein gleiches Volum Sauerstoff erzetzt wird, müssen es der Stickstoff und der Sauerstoff sein, welche das Blatt „verzehrt". Was aus diesen Körpern nach der Verzehrung wird, wird nicht angegeben.

Die auf der Hand liegende physikalische Erklärung des Verschwindens der Luft aus der Glocke hält Frank sogar nicht der Erwähnung werth. Die unter dem Drucke von 49 mm. (Wasser) stehende Luft in der Glocke befindet sich durch die zahlreichen Spaltöffnungen auf der Oberseite des unter der Glocke schwimmenden Blattes in unmittelbare Verbindung mit der Luft in den Intercellularräumen der ganzen Pflanze. Diese communiciren aber durch die Spaltöffnungen des auf dem Wasserniveau an der freien Luft schwimmenden Blattes mit der Atmosphäre. Wenn nun *Hydrocharis* in dieser Beziehung keine Ausnahme von der allgemeinen Regel [2]) bildet, so muss, bekannten physikalischen Gesetzen zufolge, die Luft aus der Glocke durch die Intercellularräume, in die äusssere Atmosphäre gepresst werden, und so aus der Glocke verschwinden. Ein der „vitalistischen Schule" [3]) nicht folgender Forscher würde wenigstens dieser Möglichkeit erwähnt, oder die Richtigkeit der Vermuthung geprüft haben. Jedenfalls aber ist es nicht erlaubt, aus der mitgetheilten Beobachtung auf eine Aufnahme von Luft durch die *Hydrocharis*-Blätter auch für den Fall zu schliessen, dass sie unter normalem Luftdruck stehen.

Dass auch sonst nach Frank's Ansicht, einfache mechanische Gesetze nicht auf die Pflanze angewandt werden dürfen, habe ich schon früher dargethan [4]). Frank nimmt nämlich an, dass wenn zwei oder mehrere Kräfte auf das Wachsthum eines Pflanzentheils einwirken, jedesmal auch bei geringem Unterschiede in ihrer Intensität, die grösste Kraft ausschliesslich die Richtung des betreffenden Gliedes bestimmt, die übrigen aber ihren Einfluss gänzlich verlieren. In der Kritik meiner Untersuchungen über die Wirkung einseitiger Belastung bei geotropischen Torsionen zeigt Frank sehr

---

1) l. c. p. 41.

2) Vergl. Sachs Handb. p. 243 und folg.; und Prantl, die Ergebnisse d. neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen, Flora 1872 p. 305.

3) Beiträge zur Biol. p. 83, 85.

4) siehe S. 153.

deutlich, dass sogar der Gedanke an die Möglichkeit eines Zusammenwirkens verschiedener Ursachen bei den Richtungsänderungen bilateraler Pflanzentheile ihm fern liegt[1]).

Ein weiterer Grundsatz, den Frank bei seinen Erklärungen benützt, ist die Annahme, dass geringfügige Aenderungen der äusseren Verhältnisse die Eigenschaften von Pflanzentheilen gänzlich abändern können. So heisst es[2]): „Die Stiele der *Hydrocharis* sind ihrer ganzen Länge nach negativ geotropisch, so lange ihre Lamina nicht an der Luft sich befindet. Geschieht letzteres, so tritt an Stelle des negativen Geotropismus, Transversal-Geotropismus ein." Taucht die Spreite wieder unter, so muss der negative Geotropismus wieder in Kraft treten.[3]) Die Blattstiele von *Hydrocharis* können also „jederzeit beliebig zu negativem oder zu transversalem Geotropismus veranlasst werden".[4])

Im Einklang hiermit ist der anfangs erwähnte Haupteinwand Frank's gegen meine oben citirte Abhandlung: Die von mir an isolirten Pflanzentheilen beobachteten Eigenschaften sollen in diesen erst durch die Isolirung entstanden sein; für die Erklärung der Richtungen unverletzter bilateraler Glieder sollen sie also werthlos sein. Im natürlichen Verband mit der Pflanze sollen diese Glieder Transversal-Geotropismus resp. Heliotropismus besitzen. So sagt Frank, nachdem er mir zugegeben hat, dass in den isolirt wachsenden Internodien von Baumzweigen negativer Geotropismus und Epinastie resp. Hyponastie bestehen[5]): „Hierauf wird nun aber ohne weitere Beweisführung die Annahme gegründet, dass die genannten Sprosse jederzeit und unter allen Umständen, auch im natürlichen Verbande mit der Pflanze und im Besitze aller ihrer wesentlichen seitlichen und terminalen Organe negativen Geotropismus, sowie jene Hyponastie, ev. Epinastie besitzen". „Und diese Annahme ist die Prämisse, auf welche nun alle weitere Argumentation gebaut wird"[6]). Weiter unten[7]) wird gesagt, „dass wenn

1) Bot. Zeitg. 1873 p. 52—55.

2) Beiträge zur Biol. p. 66.

3) Ibidem. p. 66.

4) Ibidem p. 84.

5) Bot. Ztg. 1873 p. 20.

6) Dass diese weitere Argumentation sich in meiner Abhandlung nicht findet, dass ich die Benützung der von mir gefundenen Thatsachen für eine spätere Theorie der Richtungen bilateraler Pflanzentheile nur kurz angedeutet habe, und dass also die ganze Kritik Frank's auf nichts ausläuft, habe ich oben schon erwähnt.

7) Bot. Ztg. 1873 p. 21.

an abgeschnittenen und der Blätter und Endknospen beraubten Stengelstücken die eben angedeuteten Abwärtskrümmungen erfolgen, dies seinen Grund haben muss in veränderten inneren Zuständen des so behandelten Sprosses."

Zwar habe ich in meiner Arbeit Versuche mit unverletzten Pflanzentheilen mitgetheilt, woraus sich die Richtigkeit meiner „Annahme" ergiebt [1]). Die Beschreibung war aber nur sehr kurz und scheint Frank entgangen zu sein. Ich will deshalb einige im Sommer 1871 von mir gemachte Versuche mit unverletzten Pflanzen ausführlicher beschreiben und zeigen, wie durch sie die Richtigkeit meiner Behauptung bewiesen und die Hypothese des Transversal-Geotropismus widerlegt wird.

Um zu entscheiden, ob die Frank'sche Hypothese richtig ist, oder ob die an isolirten Pflanzentheilen gefundenen Eigenschaften auch den unverletzten Gliedern zukommen, muss man bilateralen Gliedern, während des kräftigen Wachsthums, ohne sie von der Pflanze zu trennen, oder irgendwie zu verletzen, künstlich bestimmte Richtungen geben. Und zwar wählt man am Besten solche Stellungen, aus denen die untersuchten Glieder sich nach Frank's Hypothese in einer Richtung krümmen müssen, welche der sich aus meiner Ansicht ergebenden Krümmung genau entgegengesetzt ist.

Es ist nun leicht, solche Versuche anzustellen, zumal da Frank selbst für die hauptsächlichsten Richtungen, welche ein Glied künstlich erhalten kann, die von seiner Hypothese geforderten Bewegungen angegeben hat [2]).

Stellt man ein bilaterales, im isolirten Zustande epinastisches Glied, im Freien, ohne es von der Pflanze zu trennen, oder sonst zu verletzen, mit seiner Achse vertical, so dass die Basis dem Zenith zugekehrt ist und die Spitze nach unten schaut, so beschreibt es nach Frank's Hypothese eine Krümmung von 90° bei welcher die *Vorderseite concav* wird. Meiner Ansicht nach wirken in dieser Lage der Geotropismus und der Heliotropismus nicht, sondern das Glied kann sich, der Epinastie zufolge mit der *Vorderseite convex* krümmen. Kaum aus der verticalen Lage herausgetreten, wird diese Krümmung vom negativen Geotropismus und vom positiven Heliotropismus unterstützt werden können.

1) siehe oben S. 194.

2) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, p. 78; vergl. oben p. 154.

Ich bog ein junges kräftig wachsendes Blatt von *Sium sisaroideum* vorsichtig vertical abwärts, wobei die künstliche Krümmung sich nur über den untern Theil des allgemeinen Blattstiels erstreckte. Unterhalb dieser gekrümmten Stelle befestigte ich es an den verticalen, das Blatt tragenden Spross so, dass der allgemeine Blattstiel in einiger Entfernung des Sprosses mit diesem parallel lief. Keine Verletzung oder Entfernung irgend welchen Theiles fand statt. Der Blattstiel krümmte sich mit der *Vorderseite convex* und zwar zumal in seinem der Basis am nächsten liegenden freien Theil, bog sich dadurch am Stengel vorbei und krümmte sich weiter, bis der obere Theil nicht nur vertical, sondern sogar schief stand, mit der Oberseite nach oben gerichtet. Am dritten Tage des Versuches machte der mittlere Theil des Blattstiels in dieser Stellung einen Winkel von etwa 35° mit der Verticalen. Eine merkliche Torsion fand nicht statt.

Blätter anderer Arten wurden entweder in derselben Weise künstlich vertical abwärts gerichtet, oder auch dadurch, dass dem sie tragenden Stengeltheile künstlich die für die genannte Stellung des nicht gebundenen Blattes erforderliche Richtung gegeben wurde. Auch sie krümmten sich mit der *Vorderseite convex*. So der allgemeine Blattstiel von *Spiraea sorbifolia, Chaerophyllum bulbosum, Galega orientalis, Rubus Idaeus, Staphylea pinnata*, die Blattspreite von *Nepeta Cataria, Rubus odoratus, Sida Napaea* (in den beiden letzten Versuchen wurde der Blattstiel künstlich befestigt) u. A. Selbstverständlich muss man bei diesen Versuchen die zuerst auftretenden Krümmungen in Betracht ziehen, da später oft durch Torsionen die gemachten Krümmungen undeutlich werden. Auch muss das Glied genau vertical abwärts gerichtet sein; eine schiefe Richtung mit der Oberseite nach oben könnte die umgekehrte Krümmung hervorrufen, falls nämlich der Geotropismus stark genug wäre, um die Epinastie zu überwinden.

Die Blätter der genannten Arten sind also nicht transversalgeotropisch oder heliotropisch, sondern ihre Blattstiele resp. Mittelrippen sind auch im unverletzten Zustande epinastisch.

Es ist leicht auch für andere Richtungen und mit anderen bilateralen Pflanzentheilen die nämlichen Versuche anzustellen. Eine Anzahl auf die hauptsächlichsten Fälle bezüglicher Versuche habe ich gemacht, und in meiner erwähnten Abhandlung, p. 155 kurz mitgetheilt. Immer fand sich die Frank'sche Hypothese widerlegt. Diese Versuche beweisen für die betreffenden Fälle zugleich experi-

mentell den Satz von der Uebertragung meiner an isolirten Gliedern erhaltenen Resultate auf die unverletzten Glieder.

Da also die Unhaltbarbeit auch der letzten, von Frank zur Rettung seiner Hypothese gemachten Annahme experimentell erwiesen ist, so darf, meiner Meinung nach, die *Hypothese des Transversal-Geotropismus als endgültig widerlegt betrachtet werden.*

Ich weiss nun zwar, dass Frank behauptet, solche Versuche gemacht und ein entgegengesetztes Resultat erhalten zu haben [1]. Da dieses aber keineswegs immer der Fall war, sondern Frank in einigen Fällen auch die seiner eigenen Hypothese widersprechenden Krümmungen beobachtete [2], so erkläre ich mir dieses daraus, dass Frank eben nicht die Entscheidung der mir vorliegenden Frage bezweckte, und deshalb die Vertikalstellung seiner Zweige nicht immer hinreichend genau war. Auch scheint er oft mit ausgewachsenen Zweiginternodien experimentirt zu haben, da er oft weder Krümmungen noch Torsionen beobachtete, wo solche sowohl nach seiner Hypothese als nach meiner Ansicht auftreten müssten [3]; er fügt sogar hinzu, dass erst die neu sich entwickelnden Theile der den Sprossen künstlich gegebenen Richtung zufolge, Bewegungen machten.

Uebrigens sind die entscheidenden Versuche so einfach und bequem anzustellen, dass sie von Jedem, der sich über diese Frage ein Urtheil zu bilden wünscht, leicht wiederholt werden können.

Am Schlusse seiner Kritik theilt Frank einen neuen Versuch mit, aus dem er folgert, dass die Blätter von *Chenopodium album* und *Plantago major* auch unter Wasser heliotropische Torsionen machen können, obgleich sie specifisch leichter sind als dieses. Da mir jetzt die Gelegenheit fehlt, diesen Versuch zu wiederholen, kann ich über ihn kein Urtheil aussprechen. Eine Widerlegung meiner Ansichten enthält er offenbar nicht, da ich über heliotropische Torsionen in meiner Abhandlung nur gesagt habe „Ueber die Frage, ob die bei einseitiger Beleuchtung entstehenden Torsionen durch die nämliche Ursache (i. e. die einseitige stärkere Belastung) hervorgebracht werden, habe ich keine direkten Versuche gemacht;

---

1) Bot. Zeitg. 1873. p. 33, 34.

2) Worauf ich schon in meiner citirten Abhandlung (siehe oben S. 148) aufmerksam gemacht habe. Man vergleiche übrigens über den Werth von Frank's Versuchen, S. 145—157.

3) Bot. Zeitg. p. 21, 33, 34.

doch spricht der Umstand, dass ich bei meinen früher mitgetheilten Untersuchungen (mit entlasteten Gliedern) über Heliotropismus niemals Torsionen beobachtete, sehr für die Wahrscheinlichkeit dieser Vermuthung" [1]).

---

1) siehe S. 188; ebenso S. 194.

März 1873. *(Flora 1873, Bd. 56, p. 305—315).*

UEBER DIE DEHNBARKEIT WACHSENDER SPROSSE.

In Anschluss an die von Sachs in der 3. Auflage des *Lehrbuchs des Botanik* S. 683—694. veröffentlichten Untersuchungen über die allgemeinen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile, habe ich im botanischen Institut zu Würzburg einige Versuche gemacht über die Vertheilung der Dehnbarkeit und der mit dieser verwandten mechanischen Eigenschaften der wachsenden Strecke der Stengel, und die Beziehung der Vertheilung dieser Eigenschaften zu der Curve der Partialzuwachse aufgesucht. Der Zweck dieser Arbeit war die Gewinnung von Anhaltspunkten für eine Untersuchung derjenigen physikalischen Eigenschaften der wachsenden Zelle, welche bei der Theorie des Wachsthums die bedeutendste Rolle spielen. Ich theile die durch diese vorläufigen Versuche gewonnenen Resultate hier mit, weil die Untersuchung selbst lange Zeit in Anspruch nehmen dürfte, und die Kenntniss der gefundenen Thatsachen, wie ich glaube, in manchen Punkten zur Vermeidung von Irrthümern und zu einer klareren Einsicht in die zu lösenden Probleme führen kann. Aus dem nämlichen Grunde sei es mir erlaubt, einige theoretische Auseinandersetzungen voraus zu schicken, deren Zweck wesentlich nur der ist, eine genaue Fragestellung zu ermöglichen. Ich schliesse mich dabei ganz an die von Sachs l. c. S. 699. dargelegten Principien an.

Nach der von ihm gegebenen Darstellung hat man sich die Vorgänge in einer wachsenden Zelle folgendermaassen vorzustellen. Der Inhalt der Zelle zieht aus der Umgebung mit bedeutender Kraft Wasser an sich, und sucht sich dadurch zu vergrössern. Dieses verursacht einen Druck auf die Zellhaut, welcher diese ausdehnen wird. Giebt die Zellhaut nach, so nimmt der Inhalt von Neuem Wasser auf und vergrössert sich. Da aber die Zellhaut elastisch ist, d. h. ihren früheren Zustand zurück zu erlangen strebt, setzt sie der Ausdehnung einen Widerstand entgegen, welcher bei stets zunehmender Dehnung endlich der dehnenden Kraft gleich werden kann. Der Inhalt übt also einen Druck auf die Haut aus, vermöge seiner Anziehungskraft zum Wasser, die Haut übt vermöge ihrer Elasticität einen, selbstverständlich im Gleichgewichtszustande

jenem gleich grossen Druck auf den Inhalt aus. In diesem Zustand heisst die Zelle turgescent, der Druck des Inhaltes auf die Haut heisst der Turgor.

Aus einfachen Versuchen und Beobachtungen lassen sich nun folgende für die Beurtheilung der Vorgänge in einer solchen Zelle, werthvolle Thatsachen folgern.

1. Die Turgescenz ist eine Bedingung des Wachsthums. Dieser Satz lässt sich daraus folgern, dass das Wachsthum im welken Zustand aufhört oder doch sehr gering wird, dass es aber durch reichliche Wasserzufuhr gesteigert wird.
2. Wachsende Zellhäute sind in hohem Maasse dehnbar. Man kann sich von dieser Thatsache bei jedem nicht spröden Spross mit grosser wachsenden Strecke durch Dehnung mit den Händen leicht überzeugen; beim langsamen Ziehen beobachtet man vor dem Zerreissen des Sprosses oft eine schon ohne Messung sichtbare Verlängerung. Derselbe rohe Versuch lehrt aber auch, dass zu dieser Dehnung eine ziemlich beträchtliche Kraft erforderlich ist (vergl. auch Sachs, l. c. S. 689).
3. Wachsende Zellhäute sind sehr elastisch. Führt man in dem letzterwähnten Versuch die Dehnung nicht bis zum Zerreissen, so verkürzt sich der Spross sofort nach dem Aufhören der Dehnung. Die Verkürzung ist anfangs rasch und bedeutend, wird aber bald sehr langsam; diese langsame Verkürzung kann ziemlich lange anhalten, wie man durch Auftragen von Marken auf den Spross vor der Dehnung und durch Messung der Distanzänderungen dieser Marken beobachten kann. Es scheint, dass bei einigermaassen beträchtlicher Dehnung die Sprosse auch durch diese langsame, nachträgliche Zusammenziehung nie wieder genau auf ihre frühere Länge zurückkehren, m. a. W., dass ihre Elasticität keine vollkommne ist.

   Es leuchtet ein, dass sowohl die Dehnbarkeit der Sprosse als ihre Elasticität in erster Linie auf den nämlichen Eigenschaften der Zellhäute beruhen.
4. Beim Welken verkürzen sich wachsende Pflanzentheile sehr beträchtlich. Die einfachste Messung genügt zur Feststellung dieser Thatsache, aus welcher sich folgern lässt, dass die Zellen im wachsenden Spross durch die Wasseraufnahme des Zellinhaltes sehr stark gedehnt sind. Beim Welken verliert der Inhalt einen Theil des Wassers, den er an die verdunstenden Zellhäute abgeben muss; dadurch wird das Volumen des

Inhalts kleiner und können sich die Zellhäute vermöge ihrer Elasticität zusammenziehen. Nachträgliche Wasseraufnahme dehnt die Zellen wieder auf die frühere Länge aus.

5. Spannungen wachsender Pflanzentheile können durch das Wachsthum ausgeglichen werden. Den besten Beweis dafür liefert die Thatsache, dass Biegungen, welche wachsenden Stengeltheilen künstlich aufgenöthigt werden, fast ganz bleiben, wenn die beugende Ursache weggenommen wird, nachdem die betreffende Strecke ausgewachsen ist. Die bei der Biegung convexe Seite war künstlich gedehnt und ist durch das Wachsthum in diesem Zustande wirklich länger geworden, als die übrigen Seiten. Die nickenden Stiele vieler Blüthenknospen verdanken ihre Krümmung allein dem Gewicht ihrer Gipfelknospe; schneidet man die Knospe ab, so beobachtet man, dass wenigstens ein sehr beträchtlicher Theil der Krümmung bleibt. Hieraus ergiebt sich, dass diese Krümmung durch das Wachsthum dauernd geworden ist, und erst durch weiteres Wachsthum wieder aufgehoben werden kann.

Hält man diese Thatsachen mit der obigen Darstellung des Zustandes einer wachsenden Zelle zusammen, so wird es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass die Dehnung der Zellhäute durch den Turgor auf das Wachsthum dieser Häute fördernd einwirken wird. Die Zellhaut der wachsenden Zelle ist stark gedehnt, das Wachsthum sucht die Dehnung auszugleichen. Sobald dieses auch nur theilweise geschehen ist, ist dadurch die Spannung der Haut geringer geworden. Diese elastische Spannung hielt aber dem Streben des Inhaltes, Wasser aufzunehmen und sich dadurch zu vergrössern das Gleichgewicht. Die Verminderung der entgegenwirkenden Spannung der Haut muss also eine neue Wasseraufnahme des Inhaltes veranlassen, wodurch die Haut abermals gespannt wird, bis der höchste Turgor wieder erreicht ist. Dabei ist nun die Haut länger als kurz vorher, im Zustande höchster Spannung, da sie ja gewachsen ist. Die neue Dehnung der Haut verursacht auf's Neue eine Ausgleichung durch das Wachsthum, und so geht es weiter. Die Dehnung verursacht das Wachsthum, und das Wachsthum ermöglicht die weitere Dehnung.

Aus dieser von Sachs gegebenen Schilderung des Wachsthums einer Zelle sieht man, dass diejenigen Eigenschaften der wachsenden Zellen, deren Kenntniss in erster Linie für eine Theorie des Wachsthums erforderlich ist, die Dehnbarkeit und Dehnungselasticität der Zellhäute, sowie die wasseranziehende Kraft des Zellin-

haltes sind. Weiter wären zu erforschen: die Grösse der im turgescenten Sprosse wirklich vorhandenen Dehnung und der Wassergehalt des Zellinhaltes; dann aber der Einfluss der Dehnung auf das Wachsthum. Bei diesen Untersuchungen kann es selbstverständlich nicht der Zweck sein, absolute Zahlen für alle diese Werthe zu erlangen; vergleichende Beobachtungen reichen vollkommen hin. Hauptsache ist es aber, die Aenderungen zu erforschen, welche diese Eigenschaften im Laufe der Entwickelung, d. h. mit zunehmendem Alter erfahren. Nur die Kenntniss des Einflusses des Alters auf die fraglichen Eigenschaften kann zur Erklärung der merkwürdigen Thatsache führen, dass das Wachsthum einer Zelle erst zunimmt, dann ein Maximum erreicht, und später wieder abnimmt, um endlich ganz aufzuhören.

Neben den obengenannten Eigenschaften, deren Kenntniss man für die Erklärung der Erscheinungen des normalen Wachsthums braucht, sind dann für die sehr wichtigen Erscheinungen der durch das Wachsthum entstehenden Krümmungen und Torsionen Untersuchungen über die Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit, und über die durch Beugung und Torsion in's Spiel gerufene Elasticität erwünscht. Auch bei diesen werden die Beziehungen zum Alter eine Hauptaufgabe sein.

Unter allen den hier angeregten Fragen ist die nach der Dehnbarkeit der Zellhäute ohne Zweifel die wichtigste. Es sei daher erlaubt, noch einige theoretische Beobachtungen über diese hier einzuschalten.

Die Dehnbarkeit kann an verschiedenen Stellen einer Zellhaut eine verschiedene Grösse besitzen. So lässt sich erwarten, dass in gestreckten oder cylindrischen Zellen in die Länge wachsender Pflanzentheile die Dehnbarkeit der auf der Zellachse senkrechten Theile der Haut eine andere sein wird als die der der Achse parallelen Partieen. Und zwar wird erstere im Allgemeinen eine geringere sein. Vielleicht beruht der bedeutende Unterschied zwischen dem Längenwachsthum und dem Dickenwachsthum solcher jungen Pflanzentheile hauptsächlich auf einer derartigen Verschiedenheit.

Betrachtet man die Längswände einer in die Länge wachsenden Zelle, so muss der Querschnitt der ganzen Zelle und die Dicke der Zellhaut, oder genauer die gesammte Flächenausdehnung des Querschnittes der Zellhaut einen Einfluss auf die Dehnbarkeit ausüben. Bei gleicher Beschaffenheit zweier Häute wird dem grösseren Querschnitt der einen Haut die geringere Dehnbarkeit entsprechen. Im Laufe der Entwickelung einer Zelle von ihrem Entstehen

bis zur Erreichung des ausgewachsenen Zustandes ändern sich beide genannten Eigenschaften und zwar in der Regel immer in der nämlichen Richtung. Der Querschnitt der Zelle wird grösser, was bei gleich bleibender Dicke der Zellhaut schon eine Verringerung der Dehnbarkeit der Zelle verursachen würde. Dabei nimmt aber auch die Zellhaut an Dicke zu, was gleichfalls die Dehnbarkeit mit zunehmendem Alter verringern muss.

Während des Längenwachsthums erfährt die Zellhaut auch in ihrer chemischen Zusammensetzung Aenderungen, welche wohl allgemein zu einer Abnahme des Procentgehaltes an Cellulose, und Zunahme des Gehaltes an verschiedenen andern Körpern führt. Im letzten Stadium des Längenwachsthums führt diese chemische Aenderung ohne Zweifel zu einer bedeutenden Verminderung der Dehnbarkeit; es erscheint aber als wahrscheinlich, dass ihr Einfluss in dem jüngeren Stadium ein ähnlicher ist.

Demnach würden also die Dickenzunahme der ganzen Zelle, diejenige der Zellhaut, und die chemischen Aenderungen mit zunehmendem Alter eine Abnahme der Dehnbarkeit verursachen.

In den wachsenden Zellen ist die Zellhaut durch den Turgor gedehnt. Das Maass dieser Dehnung hängt nicht nur von der Dehnbarkeit der Zellhaut, sondern auch von der dehnenden Kraft, d. h. also der Grösse der Anziehung des Zellinhaltes zum Wasser ab. Denkt man sich, dass diese Anziehung entweder fortwährend zunimmt, oder erst zunimmt und später wieder abnimmt, so kann das Maximum der Dehnung an einer andern Stelle des Sprosses als in der unmittelbaren Nähe des Vegetationspunktes liegen. Ueber die Richtigkeit der einen oder der andern Vorstellung hat der Versuch zu entscheiden.

In beiden Fällen aber ist anzunehmen, dass die Dehnung der Zellhäute an verschieden alten Stellen eines wachsenden Sprosses einen verschiedenen Werth haben wird. Dehnt man nun einen solchen, in voller Turgescenz befindlichen Spross, und misst man an vorher darauf aufgetragenen Marken die Verlängerungen der einzelnen kleinen Abtheilungen, so leuchtet ein, dass die beobachteten Ausdehnungen durch zwei Ursachen bestimmt werden. Die erste ist die Dehnbarkeit der Zellhaut, im isolirten Zustand gedacht; die zweite ist die schon vorhandene Dehnung; je grösser die letztere ist, desto geringer wird bei gleicher wirklicher Dehnbarkeit die beobachtete Ausdehung sein. Diese Betrachtung zeigt, dass Versuche über die Dehnbarkeit turgescenter Sprosse keineswegs einen directen Schluss über die Dehnbarkeit der Zellhäute erlauben. Wäre

es möglich, Sprosse in völlig turgorfreiem Zustand zu bekommen, und hätte man dabei die Sicherheit, dass die Häute zugleich faltenlos wären, so würden sich solche Gegenstände (z. B. isolirte erschlaffte Markprismen) für diese Versuche besser eignen. Doch wäre dabei zu beachten, dass die Dehnung das Volumen der von den Zellen umschlossenen Räume ändert [1]), und dass dadurch wieder eine Spannung zwischen Inhalt und Haut durch den Versuch selbst herbeigeführt werden könnte.

Eine directe Lösung der Frage nach der Dehnbarkeit wird man also nur auf mikroskopischem Wege erwarten dürfen, wo es möglich sein wird, den Turgor in den Versuchen ganz auszuschliessen. Auch die Dehnungselasticität wird nur durch solche Versuche genau studirt werden können.

Die obigen Auseinandersetzungen mögen hinreichen um zu zeigen, welche Zwecke sich die Forschung zu stellen hat, um empirische Grundlagen für eine mechanische Wachsthumstheorie zu erlangen. Neben den bedeutenden zu überwindenden Schwierigkeiten möchte ich noch einen Umstand zum Schlusse hervorheben. Wie die Dehnbarkeit und Dehnungselasticität nicht eher hinreichend bekannt sein werden, bevor man die einzelnen Zellen und isolirten Zellhäute, oder doch kleinere, vom Turgor befreite Zellhautpartieen der mikroskopischen Forschung unterziehen kann, so wird auch die endgültige Entscheidung anderer einschlägigen Fragen nur auf diesem Wege gefunden werden können. Die Theorie des Wachsthums der Zelle fordert mikroskopische Untersuchungen an einzelnen Zellen und isolirten Zellentheilen. Bevor man aber zu diesen schreitet, soll man sich makroskopisch über die einschlägigen Erscheinungen so genau wie möglich orientiren, um dadurch eine genaue Fragestellung für die mikroskopische Forschung zu erhalten. Nur bei einer hinreichenden vorläufigen Kenntniss derjenigen Erscheinungen, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar gemacht werden können, darf man von der mikroskopischen Forschung wesentliche Resultate erwarten.

Um in dieser Richtung wenigstens einen Schritt weiter zu machen, und dadurch eine klarere Einsicht in die zu lösenden Fragen zu bekommen, habe ich vorläufig versucht, auf experimentellem Weg einige einfache einschlagende Fragen zu beantworten. Sie beziehen sich alle auf die Aenderungen, welche die Eigenschaften eines wachsenden Sprosses während des Wachsthums erleiden, und

---

1) Vergl. Sachs, l. c. S. 687.

zwar suchte ich speciell die Lage des Maximums dieser Eigenschaften in Beziehung zu der Curve der Partialzuwachse der Sprosse auf. Die untersuchten Eigenschaften sind die Dehnbarkeit, die Biegsamkeit und die Torsionsfähigkeit; diese wurden deshalb zusammen vorgenommen, weil von ihnen ein ähnliches Verhalten im Voraus zu erwarten war. Dabei wurde zugleich die der Dehnung, der Beugung und der Torsion entgegenwirkende Elasticität beobachtet. Dann aber wurden Versuche gemacht zur Beantwortung der oben angeregten Frage, an welcher Stelle des Sprosses die Zelhäute durch den Turgor am stärksten gedehnt sind. Die Beantwortung dieser Frage erschien mir in mehr als einer Hinsicht wünschenswerth, da sie nicht nur zur Beurtheilung der Resultate der übrigen nothwendig ist, sondern zumal auch eine wichtige Stütze abgeben soll für die oben auseinandergesetzte Sachs'sche Ansicht, dass die Dehnung der Zellhäute eine bedeutende Rolle beim Wachsthum spielt. Die Methode ihrer Lösung war die Messung der Partialzusammenziehungen wachsender Sprosse während des Welkens.

Zusammenziehung beim Welken.

Bei Versuchen über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse ist nach den obigen Erörterungen in erster Linie die Thatsache zu berücksichtigen, dass die den Versuchen unterworfenen Sprosse nicht im ungedehnten Zustand zur Verwendung kommen, sondern dass ihre Zellhäute durch den Turgor gespannt sind, und dass diese Dehnung wahrscheinlich an verschiedenen Stellen eine verschieden grosse ist. Die Aufhebung des Turgors durch Wasserverlust wird den elastisch gedehnten Zellhäuten die Gelegenheit geben, sich auf diejenige Länge zusammenzuziehen, welche dem spannungslosen Zustand entspricht. Die dabei eintretende Verkürzung kann als Maass der im turgescenten Zustande vorhandenen Dehnung benutzt werden.

Eine annähernde Vorstellung von dieser Dehnung kann man dadurch erlangen, dass man den Turgor durch Verdunstung aufhören lässt und die Zusammenziehung der einzelnen Abtheilungen des Sprosses während der Verdunstung, also beim Welken, beobachtet. Diese Methode liefert zwar, aus unten ausführlich zu besprechenden Gründen, nur annähernde Resultate, sie scheint aber die einzige zu sein, welche auf makroskopischem Wege zum Ziele führt.

Es handelt sich zunächst darum, die Vertheilung der Verkürzung beim Welken in wachsenden Sprossen kennen zu lernen, und sie

mit dem Wachsthumszustand des Sprosses zu vergleichen. Da aber während des Welkens kein oder nur ein unbedeutendes Wachsthum stattfindet, muss der Wachsthumszustand während des Welkens aus demjenigen kurze Zeit vor und demjenigen kurze Zeit nach dem Welken abgeleitet werden. Sowohl um diese Zuwachse, als auch um die Zusammenziehung in ihrer Vertheilung über den Spross kennen zu lernen, ist es nothwendig, diesen mittelst Marken in einzelne kurze gleichlange Abtheilungen einzutheilen und die Längenveränderung dieser zu messen. Die nach dieser Methode für das Wachsthum erhaltenen Zahlen sind die Partialzuwachse 1), sie werden bekanntlich in Stengeln von mittlerem Alter von der Gipfelknospe aus erst grösser, erreichen ein Maximum und nehmen dann wieder ab. Die nach der nämlichen Methode für das Welken erhaltenen Zahlen könnte man Partialzusammenziehungen nennen. Nach dieser Auseinandersetzung lässt sich nun die zu beantwortende Frage specieller in folgender Weise fassen: Fällt das Maximum der Partialzusammenziehung mit dem Maximum der Partialzuwachse zusammen, oder liegt es in jüngeren oder in älteren Theilen des Sprosses?

Unter den Bedingungen, denen die experimentelle Lösung dieser Frage zu genügen hat, muss zuerst die Benutzung von Sprossen geeigneten Alters und mit geeignetem Wachsthum hervorgehoben werden. Je länger die wachsende Strecke ist, desto genauer wird die Vergleichung der Lage beider Maxima sein können. Die Lage des Maximums der Partialzuwachse auf der wachsenden Strecke ist bei verschiedenen Arten eine sehr verschiedene. Arten mit einer grösseren Entfernung dieser Stelle von der Gipfelknospe werden zumal dazu geeignet sein, zu entscheiden, ob das Maximum der Verkürzung beim Welken irgendwo auf der aufsteigenden Seite der Curve der Partialzuwachse liegt, oder ob es mit dem Maximum dieser zusammenfällt. Bei der Wahl der Arten sind also diese beiden Eigenschaften in Betracht zu ziehen. Auch sind ältere Zweige, deren Längenwachsthum nahezu beendet ist, auszuschliessen, da bei ihnen das Maximum der Partialzuwachse zu nahe bei der Gipfelknospe liegt.

Soll die Verkürzung beim Welken in den einzelnen Abschnitten nicht vorherrschend von äusseren, die Geschwindigkeit der Verdunstung beeinflussenden Umständen bestimmt werden, so ist es nothwendig, dass deren Einwirkung auf die verschiedenen Theile

---

1) Sachs, Arb. d. Würzb. Bot. Inst. Heft III. p. 419; Flora 1873. p. 323.

des Sprosses eine möglichst gleichmässige sei. Die Temperatur und der Feuchtigkeitsgrad der Luft kommen hierbei kaum in Betracht, da sie wohl immer für sämmtliche Querschnitte eines Sprosses dieselben sind. Einen bedeutenden Einfluss dagegen haben die Dicke des Sprosses und die Beschaffenheit der Epidermis. Die meisten Sprosse sind nach ihrem Gipfel zu verjüngt, an dem Gipfel ist also die Verdunstungsfläche in Beziehung zum Volumen grösser, oft viel grösser als in den älteren noch wachsenden Theilen. Die Zahl der Stomata auf den Quadratmillimeter berechnet ist selbstverständlich in der jungen Epidermis grösser als in der ausgewachsenen. Auch ist in den jüngeren Theilen die Epidermis weniger vollstädig cuticularisirt und zarter als in älteren. Diese Ursachen führen eine raschere Verdunstung in den jüngeren Theilen herbei, welche dort eine stärkere Zusammenziehung verursachen kann. Bei sehr stark conischen Sprossen kann sogar der Unterschied in der Verdunstung so gross werden, dass die jüngsten dünnsten Theile durch den Wasserverlust sterben, ehe die älteren noch wachsenden das Minimum ihrer Verkürzung auch nur annähernd erreicht haben. Arten, deren Sprosse diese Unterschiede in der Beschaffenheit der Epidermis und zumal in der Dicke in *geringem* Maasse besitzen, sind also für diese Versuche den übrigen vorzuziehen.

Des Wasserverlust der einzelnen Abschnitte beim Welken wird nicht allein durch die Verdunstung bestimmt, sondern auch durch die Bewegung des Wassers innerhalb des welkenden Pflanzentheils, Erstens werden die am raschsten das Wasser verlierenden Theile aus den benachbarten, weniger rasch verdunstenden Strecken das Wasser an sich ziehen. Diese Ursache wird offenbar dahin zielen, den Einfluss der ungleichen Verdunstung der einzelnen Abtheilungen auf die Zusammenziehung zu verringern. Zweitens aber findet in wachsenden nicht vollkommen mit Wasser gesättigten Pflanzentheilen immer eine Bewegung des Wassers statt, welche im Allgemeinen das Wasser aus den älteren Theilen in die jüngeren überführt. Es ist vorläufig unbekannt, welchen Einfluss diese Ursache auf die Partialzusammenziehungen haben wird. Jedenfalls aber ist dieser Einfluss so gering, dass er bei den vorliegenden Versuchen nicht in Betracht gezogen zu werden braucht. Ich schliesse dieses daraus, dass das Maximum der Partialzusammenziehungen an der nämlichen Stelle gefunden wird, wenn man die einzelnen Abschnitte vor dem Anfang des Welkens von einander trennt, als wenn man sie, wie dieses bei meinen Versuchen gewöhnlich der Fall war, mit einander in normaler Verbindung lässt. Eben-

so habe ich mich durch directe Versuche überzeugt, dass das Abschneiden der Gipfelknospe keinen merkbaren Einfluss auf die Curve der Verkürzung hat. Bei sämmtlichen in dieser Arbeit mitgetheilten Versuchen blieb die Gipfelknospe am Sprosse, um die Wachsthumsfähigkeit des Sprosses nicht zu sehr zu beeinträchtigen. Immerhin empfiehlt es sich, bei den Versuchen die älteren, nicht mehr wachsenden Theile möglichst zu entfernen, weil diese sonst, bei ihrer geringen Transpiration, fortwährend bedeutende Quantitäten Wasser an die welkenden Theile abgeben können.

Um bei den Versuchen immer von einem bestimmten und leicht wieder herzustellenden Wassergehalt auszugehen, habe ich die Sprosse vor dem Welken stets in den Zustand des höchst möglichen Turgors gebracht. Dazu wurden sie nicht nur mit der frischen Schnittfläche in Wasser gestellt, sondern ganz untergetaucht, um jedem Wasserverlust durch Verdunstung vorzubeugen. Est nachdem sie mehrere Stunden in diesem Zustande hingebracht hatten, wurden sie abgetrocknet, und nachdem ihr Wachsthum vor dem Welken gemessen worden war, in der Luft aufgehängt und zwar mit der Gipfelknospe nach unten.

Es erübrigt noch, Einiges über die Bestimmung des Wachsthumszustandes mitzutheilen. Bei meinen sämmtlichen Versuchen wurden die Sprosse in Abtheilungen von je 2 Cm. Länge getheilt, da man bei den betreffenden Arten dadurch eine hinreichend genaue Kenntniss der Lage des Wachsthumsmaximums erreicht. Sowohl vor als nach dem Versuche wurden die Zuwachse in möglichst kurzer Zeit, meist in 6—18 Stunden bestimmt. Als Wachsthum nach dem Welken wurde die Differenz der Länge der Abtheilungen, kurz vor dem Welken, und ihrer Länge betrachtet, nachdem sie nach dem Welken mehrere Stunden in Wasser untergetaucht gewesen waren, wobei selbstverständlich jedesmal die eingetrocknete Schnittfläche durch eine neue ersetzt worden war.

Die Messung geschah mittelst auf steifes Papier gedruckter Millimetertheilungen; die Messungsfehler können etwa 0,1 Mm. betragen. Während der Versuche wurden die Marken nicht erneuert, wodurch die Anfangslänge der einzelnen Abtheilungen beim Welken und bei der Bestimmung des Wachsthums nach dem Welken nicht genau 2 Cm. beträgt. Die Tabellen zeigen, dass man ohne beträchtlichen Fehler die direct gemessenen Zuwachse oder Verkürzungen als für gleichlange Abtheilungen geltend, betrachten darf. Die Dicke wurde mittelst einer Mikrometerschraube in der Mitte der einzelnen Abtheilungen gemessen. Die Sprosse wurden immer

vor den Versuchen abgeschnitten, und falls sie Blätter oder Seitenzweige hatten, von diesen befreit; die Gipfelknospe wurde immer gelassen. Da bei vielen Arten die Sprosse nach dem Abschneiden bald zu wachsen aufhören, muss man immer vorher untersuchen, ob in diesem Zustande für die Messung hinreichende Partialzuwachse erhalten werden; sonst sind die Arten von den Versuchen auszuschliessen. Aus demselben Grunde wurde die ganze Dauer des Versuchs, von dem Abschneiden des Sprosses bis zur letzten Messung der Zuwachse fast nie über mehr als 26—27 Stunden ausgedehnt. Es konnte also für das Welken selbst nur eine geringe Zahl von Stunden benutzt werden. Um dennoch eine bedeutende Verkürzung der einzelnen Abtheilungen zu erhalten, wählte ich ausschliesslich dünne Sprosse aus. Ferner sind lange Blüthenschäfte ohne Knoten bei Weitem den aus vielen, zumal den scharf abgegrenzten Internodien bestehenden Sprossen vorzuziehen, doch wurden die letzteren nicht ganz von der Untersuchung ausgeschlossen 1).

Die zu den folgenden Versuchen benutzen Sprosse sind sämmtlich Stiele von jungen Inflorescenzen und von Blüthenknospen. Die Temperatur betrug 20—23° C. Die Zahlen der Tabellen sind Millimeter.

I. *Papaver dubium.*

Blüthenstiele, welche durch das Gewicht der Knospe in einer Entfernung von 2 bis 4 Cm. von der Knospe gebogen waren. Für die Eintheilung und die ersten Messungen wurden sie gerade gebogen; beim Welken verschwand die Krümmung der hangenden Lage zufolge.

Ich habe mit dieser Art, welche sich wegen ihrer dünnen, rasch wachsenden und sehr wenig conischen Blüthenstiele sehr zu dieser Untersuchung eignet, eine ziemlich grosse Reihe von Versuchen gemacht, in denen immer das Maximum der Zusammenziehung beine Welken mit dem Maximum des Wachsthums zusammenfiel. Ich wähle als Beispiel folgenden Versuch aus.

---

1) Ueber die Curve der Partialzuwachse der aus scharf getrennten Internodien bestehenden Sprosse, vergl. Sachs, Flora. 1873. S. 323.

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Zuwachse vor dem Welken.	nach dem Welken.	Verkürzung beim Welken in	
		(7 Stund.)	(15 Stund.)	1 St. 40 Min.	2 St. 30 Min.
I oben	1.6	1.0	1.3	1.7	2.0
II	1.6	2.0	1.2	2.1	2.2
III	1.7	**4.5**	**2.7**	**3.2**	**3.8**
IV	1.7	2.5	0.0	1.0	1.2
V	1.7	0.3	0.0	0.3	0.3

II. *Thrincia hispida.*

Nickende Blüthenstiele, meist gegen die Inflorescencenzknospe ziemlich stark verjüngt, und dort mit anscheinend weniger cuticularisirter Epidermis. Diesen Eigenschaften zufolge ist anfangs die Verdunstung in den jüngsten Theilen bedeutend stärker als in den älteren. Dieses beeinflusst die Curve der Zusammenziehung beim Welken stark, wie folgende, aus einer grösseren Reihe ausgewählte Versuche zeigen. In den beiden letzten Tabellen fehlt zwar die Angabe der Partialzuwachse, doch zeigt die Vergleichung dieser Sprosse mit denjenigen, deren Wachsthum gemessen wurde, dass auch in diesen, während des Versuchs, das Wachsthumsmaximum die jüngste, 2 Cm. lange Abtheilung nicht erreicht hatte.

II *a.* *Thrincia hispida.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken.	nach dem Welken.	Verkürzung beim Welken während	
		(5 Stund.)	(13 Stund.)	$2^1/_2$ St.	$4^1/_2$ St.
I oben	1.3	1.0	0.1	1.0	1.2
II	1.5	1.6	**0.3**	1.0	**1.4**
III	1.7	1.5	0.2	1.0	1.4
IV	1.8	**1.7**	0.0	1.0	1.0
V	1.8	0.4	0.0	0.1	0.3
VI	1.8	0.2	0.0	0.1	0.4

II β. *Thrincia hispida.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum während 6 St. nach dem Welken.	Verkürzung beim Welken während	
			1 St.	3 St.
I oben	1.1	0.8	**1.7**	**1.9**
II	1.1	**1.7**	0.7	1.3
III	1.1	1.0	0.2	0.9
IV	1.1	0.1	0.2	0.7
V	1.2	0.0	0.2	0.3
VI	1.2	0.0	0.0	0.1

II γ. *Thrincia hispida.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Verkürzung beim Welken während	
		1 St.	15 Stund.
I oben	1.6	**1.1**	1.5
II	1.8	0.8	**1.9**
III	2.1	0.2	1.6
IV	2.2	0.0	1.1
V	2.2	0.0	0.6
VI	2.3	0.0	0.3

II δ. *Thrincia hispida.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Verkürzung beim Welken während	
		1 St.	16 St.
I	1.8	**0.8**	1.0
II	2.1	0.4	0.9
III	2.3	0.3	1.2
IV	2.4	**0.7**	**1.5**
V	2.5	0.6	0.6
VI	2.5	0.4	0.8

Construirt man nach diesen Tabellen Curven für die Partialzusammenziehungen beim Welken, so zeigt sich, dass diese Curven sehr verschiedene Formen besitzen. Erstens eine mit der nämlichen

Curve bei Papaver übereinstimmende Form, welche ein Maximum in einer gewissen Entfernung von der Gipfelknospe zeigt, welches in der Tabelle II α annähernd mit dem Wachsthumsmaximum zusammenfällt. Die zweite Form liefern die in der fünften Spalte der 1. Tabelle enthaltenen Zahlen; die Curve ist sehr flach und fällt hinter dem Maximum der Partialzuwachse ziemlich rasch. Die Curven der dritten Form besitzen ihr Maximum in der Nähe der Spitze des Sprosses und zeigen bisweilen (II δ Spalte 3) ein secundäres Maximum in einiger Enfernung der Endknospe.

Ferner zeigen meine Versuche, wie auch in den mitgetheilten Tabellen ersichtlich ist, dass die Curven der dritten Form bei längerer Dauer des Versuchs flacher werden (II β) und noch später in die der ersten Form übergeführt werden (II γ). Wo sie ein secundäres Maximum besitzen, liegt dieses in der Regel an der Stelle des Maximums der später entstehenden Curve der ersten Form. Auch die flachen Curven verändern sich auf die Dauer in die Curven der ersten Form (II α).

Es leuchtet ein, dass die anfangs raschere Verdunstung des Wassers in der jüngsten Strecke die Ursache davon ist, dass in dieser anfangs die Zusammenziehung rascher vor sich geht als in den älteren Theilen. Dadurch wird aber der Wassergehalt sehr vermindert, und da der Verlust durch die Bewegung des Wassers aus den älteren Theilen nicht hinreichend ersetzt wird, so wird diese Ursache allmählig aufhören. Diese Betrachtung erklärt die von der zuerst genannten Curve abweichenden Formen und wird durch ihren Uebergang in die erste Curvenform bei längerer Versuchsdauer bewiesen.

Eine von diesen Ursachen unabhängige oder wenigstens fast unabhängige Curve bekommt man also erst bei hinreichend langer Dauer der Versuche. Die mit Rücksicht hierauf erhaltenen Curven zeigen aber ihr Maximum immer in einer gewissen Entfernung von der Endknospe und zwar mit dem Wachsthumsmaximum zusammenfallend.

Benutzt man Sprosse, deren Verjüngung an der Spitze bedeutend stärker ist, als in den hier ausgewählten, so kann der Fall eintreten, dass die dünnsten Theile zu stark austrocknen und sterben, ehe die Verwelkungscurve die normale Form bekommen hat. Mit solchen Sprossen ist es also nicht möglich auf diese Weise die vorliegende Frage zu entscheiden.

Diese Resultate wurden durch die Versuche mit anderen Arten vielfach bestätigt; für diese möge es jedoch genügen, die bei hinreichend langer Dauer des Welkens erhaltenen Zahlen, und zwar nur in je einem Versuche mitzutheilen und am Schluss ein paar Versuche nachzutragen, in denen die erhaltene Curve in auffälliger Weise von der conischen Form des Sprosses beeinflusst worden ist.

III. *Froelichia floridana.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken in 6 Stund.	Verkürzung beim Welken während 4 St. 30 Min.
I oben	1.6	0.0	1.5
II	1.6	0.2	1.3
III	1.7	0.8	2.0
IV	1.8	**1.0**	**2.2**
V	2.1	**1.0**	2.0
VI	2.2	0.8	1.2
VII	2.3	0.3	0.9
VIII	2.3	0.1	0.4

IV. *Garidella Nigellastrum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken in 6 Stund.	Verkürzung beim Welken während 4 St. 30 Min.
I oben	0.8	2.2	2.2
II	0.9	**2.8**	**3.0**
III	1.2	2.0	2.5
IV	1.3	1.8	2.1
V	1.3	0.6	0.8
VI	1.3	0.0	0.0

V. *Saponaria officinalis.*

Hauptstiel einer jungen Inflorenscenz; die wachsende Strecke besteht aus drei Internodien.

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken in 7 St.	Verkürzung beim Welken in 4 St.
I oben	2.1	0.5	2.5
II	2.4	1.1	2.3
III	2.4	**1.4**	**3.7**
IV	2.7	0.9	3.4
V	2.8	0.4	1.2
VI	2.8	0.1	0.1
VII	2.9	0.0	0.0

Die Messung des Wachsthums nach dem Welken zeigt in diesem und in dem vorigen Versuche, dass alle vor dem Welken in Wachsthum begriffenen Abtheilungen, mit Ausnahme der ältesten, auch nachher noch gewachsen waren.

VI. *Helenium mexicanum.*

Blüthenstiel, gegen die Infloreseenz conisch dicker werdend.

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken.	Wachsthum nach dem Welken.	Verkürzung beim Welken in 2 Stund.
		(7 Stund.)	(15 Stund.)	
I oben	1.9	1.5	0.7	1.5
II	1.7	**1.7**	**1.3**	**2.2**
III	1.7	0.8	0.3	0.9
IV	1.6	0.0	0.1	0.0
V	1.6	0.0	0.0	0.0

VII. *Allium microcephalum.*

Bei sehr conischer Form und grosser Entfernung des Wachsthumsmaximums von der Inflorescenzknospe liegt das Maximum der Verkürzung beim Welken in folgendem Versuche selbst nach 18 Stunden noch zwischen beiden genannten Stellen.

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken. (7 Stund.)	Wachsthum nach dem Welken. (7 Stund.)	Verkürzung beim Welken während 18 Stund.
I oben	1.6	0.3	0.1	0.3
II	1.9	0.8	0.3	**0.8**
III	2.2	0.9	0.5	0.0
IV	2.4	1.0	**0.7**	0.2
V	2.7	**1.1**	**0.7**	0.2
VI	2.9	0.9	0.6	0.1
VII	2.9	1.0	0.3	0.2
VIII	3.0	0.6	0.1	0.2
IX	3.1	0.4	0.1	0.2
X	3.2	0.0	0.1	0.0

VIII. *Sanguisorba officinalis.*

Die bedeutende Verjüngung an der Spitze verursacht in folgendem Versuche dort ein starkes Maximum der Verkürzung, während das mit dem Wachsthumsmaximum zusammenfallende viel weniger ausgeprägt ist.

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor dem Welken. (7 Stund.)	Wachsthum nach dem Welken. (15 Stund.)	Verkürzung beim Welken während 3 Stund.
I oben	1.9	0.9	0.3	**1.0**
II	2.4	1.1	0.8	0.9
III	2.5	1.0	1.1	0.1
IV	2.5	1.3	**1.5**	0.2
V	2.6	**1.7**	**1.5**	**0.5**
VI	2.8	1.0	0.9	0.1
VII	2.9	0.1	0.6	0.1
VIII	2.9	0.0	0.4	0.1

Die Versuche zeigen übereinstimmend, dass bei hinreichend langer Versuchsdauer die am raschesten wachsende Stelle auch diejenige ist, welche beim Welken stärkste Zusammenziehung erfährt. Hieraus folgt, dass die Stelle der grössten durch den Turgor verursachten Dehnung der Zellhäute wenigstens annähernd mit der Stelle des raschesten Wachsthums zusammenfällt.

Dehnbarkeit.

Um die Verlängerung bei der Dehnung zu bestimmen, wurden die in Abtheilungen von je 2 Cm. mittelst Tuschstriche getheilten Sprosse horizontal auf eine Korkplatte gelegt, die Endknospe mit einer kleinen Korkplatte bedeckt, und dann diese letztere mittelst einer Klemmschraube gegen die erste Platte angedrückt. Die Knospe konnte durch diese Einrichtung so stark festgeklemmt werden, dass sie auch von den grössten zu benutzenden Kräften nicht losgerissen wurde; bei immer stärkerem Zug am älteren Ende des Sprosses zerriss eher dieser in seinem dünnsten, der Knospe am nächsten liegenden, aber freien Theil, als dass die Knospe zwischen den Korkplatten verrückt worden wäre. Am älteren Ende des Sprosses wurde einfach ein Bindfaden mit einer Schlinge befestigt; dieser wurde angezogen und, sobald die gewünschte Dehnung erreicht war, mit einer Nadel auf der Korkplatte festgesteckt. Die Messung der Entfernung der Tuschstriche vor und nach der Dehnung geschah durch Anlegen einer auf dickem Papier gedruckten Mm.-Eintheilung.

Um möglichst grosse Verlängerungen zu bekommen, wurden auch hier dünne Sprosse benutzt, und ferner die Dehnung so stark wie möglich vorgenommen, ohne dass die Sprosse zerrissen. Immer wurde der Spross langsam bis auf die gewünschte Länge gedehnt, dann aber nur so lange in diesem Zustande gelassen, als grade zur Messung nothwendig war. Diese Vorsicht ist deshalb nöthig, weil durch die Dehnung die Sprosse eine bedeutende Erhöhung ihrer Dehnbarkeit erfahren, und es nicht bekannt ist, ob vielleicht diese Erhöhung in den verschiedenen Abtheilungen in verschiedenem Maasse stattfindet. Nach jeder Dehnung wurde der Spross einige Zeit sich selbst überlassen und wieder gemessen. Dabei zeigte sich im Allgemeinen, dass er sich verkürzte, aber die ursprüngliche Länge nicht genau wieder annahm; es war eine bleibende Verlängerung durch die Dehnung eingetreten. Die ganze Verlängerung bei der Dehnung muss also als aus zwei Theilen bestehend betrachtet werden; der eine Theil, der sofort nach dem Aufhören des Zugs ausgeglichen wird, kann mit dem Namen „elastischer Theil" angedeutet werden; der andere ist der bleibende oder permanente Theil. Verglichen mit den übrigen Messungen giebt also die Messung des nach der Dehnung kurze Zeit sich selbst überlassenen Sprosses diese beiden Werthe; sie finden sich in den nachfolgenden Tabellen neben der totalen Verlängerung verzeichnet. Ich lege aber diesen

Zahlen keinen grossen Werth bei. Eine Reihe von Beobachtungen hat nämlich dargethan, dass, wie zu erwarten war, die elastische Zusammenziehung des Sprosses nach der Dehnung im ersten Augenblick sehr rasch und bedeutend ist, dann zwar rasch abnimmt, aber nicht plötzlich, sondern sehr allmählig aufhört. Obgleich diese letzte, allmählige Verkürzung in kurzer Zeit fast unmerklich ist, dauert sie doch so lange, dass sie im Ganzen nicht vernachlässigt werden darf. Meine Messungen geben nun nur die anfängliche, nicht auch diese nachträgliche Zusammenziehung. Diese zu bestimmen erlaubte die oben erörterte Nothwendigkeit einer kurzen Versuchsdauer nicht.

Aus demselben Grunde ist eine Bestimmung der Wachsthumscurve nach der Dehnung nicht möglich, die beobachtete nachherige Verlängerung ist dem wirklichen Wachsthum, nach Abzug des Werthes dieser nachträglichen Zusammenziehung gleich. Die in der betreffenden Spalte in den Tabellen angeführten Zahlen sollen nur beweisen, dass noch Wachsthum stattfand, d. h. dass die Sprosse während der Dehnung nicht ausgewachsen waren. Eine annähernde Kenntniss der Wachsthumscurve nach der Dehnung bekommt man durch Vergleichung der Summe des beobachteten Wachsthums und der bleibenden Verlängerung, mit dem beobachteten Wachsthum selbst; es ist aber zu beachten, dass diese Wachsthumscurve höchst wahrscheinlich von der Dehnung beeinflusst worden ist.

Das Resultat van sämmtlichen, von mir über die vorliegende Frage angestellten Versuchen ist, dass die Stelle der grössten totalen Dehnbarkeit immer in der unmittelbaren Nähe der Gipfelknospe lag, obgleich das Wachsthumsmaximum in einiger Entfernung von dieser beobachtet wurde, und obgleich in den Versuchsobjecten diese Stelle immer nur sehr wenig dünner, in einigen sogar dicker war, als die nächst älteren Theile. Dass dieses Resultat nicht nur für die einzelnen 2 Cm. langen Abtheilungen gilt, sondern dass auch innerhalb der jüngsten Abtheilung die Dehnbarkeit nach der Gipfelknospe zu stetig zunimmt, davon habe ich mich mittelst innerhalb dieser Abtheilung angebrachter Marken bei mehreren Arten überzeugt. Man darf also sagen, dass unabhängig von dem Verlauf der Wachsthumscurve und unabhängig von der Verlängerung des Sprosses gegen den Gipfel, die Dehnbarkeit von der Gipfelknospe aus nach den älteren Theilen stetig, und zwar anfangs ziemlich rasch, abnimmt.

Als Erläuterung zu diesem Satze theile ich hier die beobachteten Zahlen für einige Arten mit; ich wähle dazu für jede Art aus mehre-

ren nur einen Versuch aus. Bei diesen Versuchen blieben die Sprosse vor der Dehnung immer längere Zeit in Wasser, um bei gänzlich ausgeschlossener Verdunstung den höchst möglichen Grad von Turgor zu erreichen. Dieses geschah zumal deshalb, weil durch die Verdunstung die Dehnbarkeit der einzelnen Abtheilungen in sehr verschiedenem Maasse zunimmt. Diese Thatsache wurde durch einige Vorversuche festgestellt; sie findet ihre einfache Erklärung durch den in der ersten Abtheilung bewiesenen Satz, dass die Zellen im turgescenten Sprosse verschieden stark gedehnt sind. Nimmt diese Dehnung der Zellhäute durch den Wasserverlust der Zellen ab, so nimmt selbstverständlich die Dehnbarkeit der Zellen zu; die am stärksten gedehnten Zellen werden also bei der Verdunstung (unter gewissen äusseren Bedingungen) am meisten an Dehnbarkeit gewinnen. Nach den oben mitgetheilten Versuchen ist es also die Stelle des raschesten Längenwachsthums, in der der Wasserverlust durch Verdunstung die stärkste Aenderung der Dehnbarkeit verursachen wird.

Das Wachsthum nach der Dehnung wird durch Subtraction der Länge kurz nach der Dehnung von der nachher in der in den Tabellen angegebenen Stundenzahl erreichten Länge berechnet. Die Bedeutung dieser Zahlen wurde oben besprochen. Die benutzten Theile sind Blüthenschäfte, die Temperatur war 20—23° C. In den übrigen Hinsichten waren die Versuche und die Messungen ganz ähnlich eingerichtet, wie die über die Verkürzung beim Welken.

I. *Plantago lanceolata.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Dehnung. (24 St.)	Wachsthum nach der Dehnung. (24 St.)	Totale Dehnung.	Bleibende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	1.0	1.3	0.7	**3.5**	0.7	2.8
II	1.1	1.5	1.9	0.8	0.5	0.3
III	1.1	**2.2**	0.0	0.7	0.5	0.2
IV	1.1	0.9	0.0	0.5	0.1	0.4
V	1.2	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1

II. *Froelichia floridana.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor nach der Dehnung. (6 St.)	(17 St.)	Totale Dehnung.	Bleibende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	1.4	0.1	0.8	**3.1**	0.8	2.3
II	1.4	0.5	0.0	1.2	0.6	0.6
III	1.8	0.6	0.4	0.5	0.2	0.3
IV	1.9	1.1	0.9	0.4	0.2	0.2
V	2.0	**2.5**	1.1	0.1	0.0	0.1
VI	2.2	0.3	0.2	0.6	0.4	0.2
VII	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

III. *Thrincia hispida.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor nach der Dehnung. (6 St.)	(17 St.)	Totale Dehnung.	Bleibende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	1.3	0.5	0.7	**2.8**	1.1	1.7
II	1.4	1.3	0.8	1.4	0.7	0.7
III	1.5	**2.0**	1.5	0.4	0.3	0.1
IV	1.6	1.4	0.4	0.4	0.3	0.1
V	1.6	0.7	0.0	0.2	0.0	0.2
VI	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

IV. *Allium microcephalum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor nach der Dehnung. (7 St.)	(18 St.)	Totale Dehnung.	Bleibende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	1.6	0.1	0.0	**2.9**	1.8	1.1
II	1.7	0.7	0.2	1.8	0.9	0.9
III	1.8	0.9	0.4	1.6	1.0	0.6
IV	2.0	0.6	1.7	0.9	0.6	0.3
V	2.3	0.7	1.7	0.6	0.3	0.3
VI	2.5	1.0	2.1	0.3	0.3	0.0
VII	2.6	**1.2**	1.7	0.6	0.3	0.3
VIII	2.8	1.0	2.0	0.3	0.1	0.2
IX	2.9	0.8	0.8	0.3	0.2	0.1
X	3.0	0.5	0.4	0.2	0.0	0.2

V. *Helenium mexicanum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Dehnung. (7 St.)	nach der Dehnung. (17 St.)	Totale Dehnung.	Bliebende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	1.8	1.2	0.7	**2.8**	1.0	1.8
II	1.6	**2.0**	1.1	1.8	1.0	0.8
III	1.6	1.0	0.2	1.2	0.7	0.5
IV	1.6	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
V	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

VI. *Valeriana officinalis.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Dehnung. (7 St.)	nach der Dehnung. (17 St.)	Totale Dehnung.	Bleibende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	1.7	0.2	0.5	**2.6**	1.7	0.9
II	2.1	0.9	0.4	0.5	0.3	0.2
III	2.2	**1.5**	1.0	0.0	0.0	0.0
IV	2.3	1.4	0.0	0.5	0.4	0.1
V	2.4	0.6	0.1	0.8	0.5	0.3
VI	2.4	0.1	0.2	0.0	0.0	0.0

Die Unregelmässigkeit der Curven wurde durch die Knoten verursacht.

VII. *Alisma Plantago.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Dehnung. (7 St.)	nach der Dehnung. (18 St.)	Totale Dehnung.	Bleibende Verlängerung.	Elastische Dehnung.
I oben	2.3	1.2	1.8	**1.8**	1.0	0.8
II	3.5	3.0	2.8	0.8	0.7	0.1
III	3.5	**3.2**	3.1	0.5	0.4	0.1
IV	4.9	1.0	0.6	0.3	0.0	0.3
V	4.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Biegsamkeit.

Meine Versuche wurden nach der folgenden Methode gemacht: Auf eine dünne, mit weissem Papier überzogene Korkplatte wird der gerade Spross auf eine vorher mit Bleistift gezogene grade Linie gelegt. Die Schnittfläche wird mit feuchtem Tuch umgeben, damit der Wasserverlust durch Verdunstung während des im Mittel 20 Minuten dauernden Versuches ganz ausser Betracht gelassen werden könne. Der Spross trägt, von der Gipfelknospe aus in Entferungen von je 1 Cm. Tuschstriche. Das Wachsthum wird nur für Abtheilungen von je 2 Cm. Länge bestimmt; die Biegsamkeit wird in der Mitte dieser Abtheilungen untersucht. Dazu wird der Spross an den in der Mitte dieser je 2 Cm. langen Abtheilungen gelegenen Marken durch Nadeln an den Kork befestigt, und zwar so, dass eine Nadel auf der einen Seite des Sprosses, die andere auf der andern Seite steht, und beide zusammen den Spross möglichst fest an den Kork andrücken, aber ohne ihn zu verletzen. Indem in der Mitte jeder Abtheilung eine solche Befestigung hergerichtet wird, liegt der ganze Spross hinreichend fest, um auch bei der Biegung des freien Endstückes seine gerade Lage zu behalten.

Jetzt wird die Korkplatte auf einem Halter senkrecht gestellt, und zwar so, dass der Spross dabei horizontal bleibt. Ein feiner Faden wird genau an der Stelle des ersten, der Gipfelknospe am nächsten liegenden Tuschstriches um den Spross geschlagen und mit einem Gewichte beschwert. Hierdurch biegt sich der Spross an der durch die Nadeln befestigten Stelle der zweiten Marke, also in der Mitte der ersten 2 Cm. langen Abtheilung. Die Richtung des herabgebogenen Endes wird mit Bleistift auf das Papier angegeben, das Gewicht entfernt und die durch die bleibende Biegung verursachte Lage ebenso auf das Papier aufgetragen. In der nämlichen Weise wird auch für die übrigen Abtheilungen die Biegsamkeit bestimmt. Die Belastungen und Entlastungen geschehen so langsam wie möglich; jeder Stoss muss vermieden werden.

Nachdem dieses geschehen und der Spross vom Papier entfernt ist, werden die punktirten Linien ausgezogen und verlängert und die Winkel, welche sie mit der ursprünglichen Lage des Sprosses machen, gemessen. Zum letzteren Zweck eignet sich am besten eine auf eine Glimmerplatte eingeritzte Grad-Eintheilung. Die in den Tabellen verzeichneten Winkel liefern also ein Bild von der Senkung der Sprosstheile bei gleicher Belastung und gestatten dadurch ein Urtheil über die Biegsamkeit in den einzelnen Abtheilungen.

Während des Versuchs wurde die Endknospe nicht abgeschnitten. Sie verursacht eine desto grössere Senkung, je länger der Hebelarm ist, an dem sie wirkt, je weiter also die untersuchte Stelle von der Gipfelknospe entfernt ist. Ebenso werden von der Knospe aus bis zu der Stelle des Maximums der Partialzuwachse die Hebelarme um ein Geringes länger, da ja die Marken während der Wachsthumsbestimmung vor Anfang des Versuchs auseinandergerückt sind und sie nicht erneuert wurden. Beide Fehler vergrössern den beobachteten Winkel in der Nähe des Wachsthumsmaximums; da aber das Resultat der Versuche dennoch ein stetiges Abnehmen der Biegsamkeit vom Gipfel aus ist, so brauchten sie bei der Schlussfolgerung nicht in Betracht zu kommen.

Um die Reibung der Endknospe an dem Papier zu beseitigen, empfiehlt es sich, die Korkplatte ein wenig über zu neigen, dieses schadet der Genauigkeit nicht, da man ohnehin die Fehler nicht kleiner als 5 Grad machen kann.

Für die Kenntniss der verschiedenen mit dem Wachsthum zusammenhangenden Biegungen ist es von Werth die Stelle zu kennen, wo ein Spross sich am stärksten krümmt, wenn er durch eine an der Knospe angreifende Kraft gebogen wird, während der untere Theil befestigt ist [1]). Ich habe deshalb bei jedem Versuch sofort nach der Biegung nach obiger Methode auch diese Frage untersucht, und zwar wurde der Spross in der Ebene der beschriebenen Biegungen, einmal in der Richtung dieser und dann in der entgegengesetzten gebogen. In beiden Lagen wurde die Krümmung auf das Papier verzeichnet und dann die Lage der am stärksten gekrümmten Stelle, nebst dem Radius ihrer Krümmung bestimmt. Die Biegungen in den beiden entgegengesetzten Richtungen ergaben immer ungefähr dieselbe Enfernung der stärkst gekrümmten Strecke von der Gipfelknospe. Diese Strecke ist nicht als der Ort der stärksten absoluten Biegsamkeit zu betrachten, was sich u. A. auch daraus ergiebt, dass sie, wie schon von Sachs gefunden wurde, immer an einer von der Knospe ziemlich weit entfernten Stelle liegt, während, wenn man die Knospe festhält und das ältere Ende des abgeschnittenen Sprossgipfels zieht, immer der der Gipfelknospe am nächsten liegende Theil die stärkste Krümmung zeigt.

Als Resultat aus meinen Versuchen ergab sich, dass, obgleich das Maximum der Partialzuwachse in den Versuchsobjecten den Gipfel noch nicht erreicht hatte, und die Dicke entweder nicht oder

1). Vergl. SACHS, Lehrb., 3. Aufl. S. 691.

nur sehr allmählig von der Spitze aus zunahm, das Maximum der Biegsamkeit stets in der unmittelbaren Nähe der Spitze liegt. Die Stelle, in der sich die Sprosse beim Ziehen an der Endknospe biegen, lag, wie erwähnt, immer in einer gewissen Entfernung von der Spitze, ohne eine bestimmte Beziehung zur Lage des Maximums der Partialzuwachse erkennen zu lassen.

Ich führe jetzt beispielsweise einige, aus einer grösseren Versuchsreihe ausgewählte Versuche an; die dazu benutzten Sprosse sind Blüthenschäfte; die Temperatur war 18—23° C. Im Uebrigen ist für die Beschreibung der Messung und der Bedingungen der Versuche auf das in der ersten Abtheilung Mitgetheilte zu verweisen.

I. *Papaver dubium.*

Nickender Blüthenstiel; vor dem Abschneiden von der Pflanze wurde dieser dadurch gerade gemacht, dass die Last der Endknospe während eines halben Tages durch ein kleines, über eine Rolle die Knospe hinaufziehendes Gewicht aufgehoben wurde.

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Biegung. (6 St.)	Wachsthum nach der Biegung. (16 St.)	Totale Ablenkung.	Bleibende Ablenkung.	Elastische Ablenkung.
I oben	1.6	1.6	0.6	**35°**	25°	10°
II	1.6	**2.2**	**1.6**	25°	20°	5°
III	1.6	1.9	0.2	15°	10°	5°
IV	1.6	0.3	0.2	5°	0°	5°
V	1.6	0.0	0.0	0°	0°	0°

Gewicht am 1 Cm. langen Hebelarm 2 Gramm. Beim Ziehen an der Knospe lag die am stärksten sich krümmende Strecke in einer Entfernung von 4—6 Cm. von der Knospe, bei einem Krümmungsradius von 1.5 Cm.

II. *Dipsacus fullonum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Biegung. (26 St.)	Wachsthum nach der Biegung. (8 St.)	Totale Ablenkung.	Bleibende Ablenkung.	Elastische Ablenkung.
I oben	4.0	1.8	0.6	**30°**	15°	15°
II	4.0	2.1	0.6	20°	10°	10°
III	4.2	**2.9**	0.2	20°	10°	10°
IV	4.3	2.3	**1.0**	20°	5°	15°
V	4.3	1.6	0.2	10°	5°	5°
VI	4.3	0.1	0.0	10°	5°	5°
VII	4.3	0.2	0.0	5°	0°	5°
VIII	4.2	0.0	0.0	0°	0°	0°

Gewicht am 1 Cm. langen Hebelarm 80 Grm. Stärkste Krümmung beim Herabziehen der Knospe zwischen 4 und 8 Cm. von der Inflorescenz entfernt (Krümmungsradius 2½ Cm.).

III. *Froelichia floridana.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Biegung. (7 St.)	Wachsthum nach der Biegung. (16 St.)	Totale Ablenkung.	Bleibende Ablenkung.	Elastische Ablenkung.
I oben	1.3	0.1	0.3	**60°**	30°	30°
II	1.4	0.2	0.6	40°	20°	20°
III	1.5	0.7	**1.0**	20°	10°	10°
IV	1.9	**1.0**	0.4	15°	10°	5°
V	2.0	0.7	0.2	10°	5°	5°
VI	2.0	0.1	0.0	5°	0°	5°
VII	2.0	0.0	0.0	0°	0°	0°

Gewicht am 1 Cm. langen Hebelarm 5 Gramm. Stärkste Krümmung beim Ziehen an der Inflorescenz zwischen 3 und 5 Cm. von dieser entfernt (Krümmungsradius 1.5 Cm.).

IV. *Allium acutangulum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Biegung. (22 St.)	Wachsthum nach der Biegung. (23 St.)	Totale Ablenkung.	Bleibende Ablenkung.	Elastische Ablenkung.
I oben	1.3	0.0	0.0	**55°**	20°	35°
II	1.4	0.0	0.2	40°	20°	20°
III	1.6	0.9	0.7	30°	20°	10°
IV	1.6	1.3	**1.9**	25°	15°	10°
V	1.7	**2.4**	1.6	20°	15°	10°
VI	1.8	2.0	1.0	15°	10°	5°
VII	4.9	1.6	0.0	10°	5°	5°

Gewicht am 1 Cm. langen Hebelarm 7 Gramm. Ort der stärksten Krümmung beim Ziehen der Inflorescenzknospe zwischen 2 und 6 Cm. von dieser entfernt (Krümmungsradius 3 Cm.).

V. *Oxalis lasiandra.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Biegung ($6^1/_2$ St.)	Wachsthum nach der Biegung (17 St.)	Totale Ablenkung.	Bleibende Ablenkung.	Elastische Ablenkung.
I oben	1.8	0.3	1.7	**50°**	20°	30°
II	2.0	0.7	**2.3**	20°	10°	10°
III	2.1	0.9	1.7	10°	5°	5°
IV	2.3	0.8	1.6	5°	0°	5°
V	2.3	**1.1**	0.9	$2^1/_2$°	0°	$2^1/_2$°
VI	2.4	0.4	0.4	0°	0°	0°
VII	2.4	0.0	0.0	0°	0°	0°

Gewicht am 1 Cm. langen Hebelarm 10 Grm. Stärkste Krümmung beim Ziehen an der jungen Inflorescenz in einer Entfernung von 5.8 Cm. von dieser (Krümmungsradius 2 Cm.).

Torsionsfähigkeit.

Der zu diesen Versuchen benutzte Apparat war der nämliche wie bei der Dehnung. Indem die Endknospe zwischen den beiden Kork-

platten festgeschraubt ist, kann man leicht den älteren Theil des Sprosses mit der Hand um seine Achse drehen, wobei die jüngeren Theile eine entsprechende Torsion erfahren. Als feste Punkte zur Bestimmung der Grösse dieser Torsion in den einzelnen, je 2 Cm. langen Abtheilungen des Sprosses, wurden die Mitten der Querstriche benutzt, welche auch zur Messung des Wachsthums auf den Spross gemacht wurden. Es was unter diesen Umständen leicht, bis auf Achtel eines Kreises die Torsion zu messen, und wie die Versuche zeigen, genügt diese Genauigkeit vollständig. Während der Beobachtung wurde also die Anzahl der Achtel eines Kreises, welche die Torsion betrug, notirt, und hieraus später die Torsionswinkel in Graden berechnet.

Die Versuche führten zu folgendem Satze: Sowohl bei nach der Spitze verjüngten als bei cylindrischen oder an der Spitze keulenförmig angeschwollenen Sprossen nimmt die Torsionsfähigkeit vom Gipfel aus nach den älteren Theilen immer ab, auch wenn das Maximum der Partialzuwachse diesen Gipfel noch nicht erreicht hat. Ich überzeugte mich bei diesen Versuchen, dass auch innerhalb der jüngsten, 2 Cm. langen Strecke die Torsionsfähigkeit gegen die Spitze zunimmt.

Die Einzelheiten der Versuche waren die nämlichen wie bei den Versuchen über die Dehnung. Die benutzten Sprosse sind junge Stiele von Blüthen- oder Inflorescenzknospen. Temperatur 20—30° C. Von jeder Art führe ich auch nur einen Versuch an; die übrigen ergaben stets das nämliche Resultat.

I. *Plantago lanceolata.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion. (24 St.)	Wachsthum nach der Torsion. (24 St.)	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
I oben	1.4	1.3	0.2	**540°**	135°	405°
II	1.4	**1.9**	**2.2**	135°	0°	135°
III	1.6	1.8	0.0	90°	0°	90°
IV	1.6	0.9	0.0	0°	0°	0°
V	1.6	0.1	0.0	0°	0°	0°

II. *Froelichia floridana.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion.	Wachsthum nach der Torsion.	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
		(12 St.)	(11 St.)			
I oben	1.4	0.2	0.4	**360°**	90°	270°
II	1.4	0.4	0.0	135°	25°	110°
III	1.6	0.7	1.0	45°	0°	45°
IV	1.8	1.9	**2.4**	45°	0°	45°
V	2.0	2.2	1.4	25°	0°	25°
VI	2.2	**2.3**	0.4	25°	0°	25°
VII	2.2	0.5	0.2	0°	0°	0°

III. *Helenium mexicanum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion.	Wachsthum nach der Torsion.	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
		(8 St.)	(18 St.)			
I oben	1.6	1.1	0.2	**270°**	90°	180°
II	1.5	**1.6**	**1.1**	270°	90°	180°
III	1.5	0.9	0.5	135°	90°	45°
IV	1.5	0.0	0.0	45°	0°	45°
V	1.5	0.0	0.0	0°	0°	45°

IV. *Allium microcephalum.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion.	Wachsthum nach der Torsion.	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
		(8 St.)	(18 St.)			
I oben	1.5	0.6	0.6	**450°**	135°	315°
II	1.6	1.2	0.7	315°	135°	180°
III	2.0	**1.8**	1.8	135°	25°	110°
IV	2.4	1.5	**2.3**	90°	0°	90°
V	2.8	0.9	1.0	25°	0°	25°
VI	2.9	0.9	0.5	25°	0°	25°
VII	3.0	0.2	0.0	0°	0°	0°
VIII	3.1	0.1	0.0	0°	0°	0°

V. *Thrincia hispida.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion. (12 St.)	nach der Torsion. (11 St.)	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
I oben	1.6	0.7	0.2	**315°**	90°	225°
II	1.7	2.8	**1.0**	135°	45°	90°
III	1.9	**3.2**	0.7	90°	45°	45°
IV	1.9	2.8	0.5	0°	0°	0°
V	2.0	0.1	0.0	0°	0°	0°

VI. *Saponaria officinalis.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion. (8 St.)	nach der Torsion. (17 St.)	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
I oben	2.0	0.0	0.2	**135°**	45°	90°
II	2.3	0.3	**0.5**	90°	0°	90°
III	2.5	**0.7**	0.1	0°	0°	0°
IV	2.6	**0.7**	0.0	0°	0°	0°
V	2.7	0.1	0.0	0°	0°	0°

VII. *Valeriana officinalis.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion. (8 St.)	nach der Torsion. (17 St.)	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
I oben	1.8	0.9	0.4	**360°**	135°	225°
II	2.2	3.9	**0.7**	180°	45°	135°
III	2.2	**2.2**	0.2	90°	0°	90°
IV	2.4	0.8	0.0	0°	0°	0°
V	2.6	0.1	0.0	0°	0°	0°

VIII. *Alisma Plantago.*

No. der 2 Cm. langen Abtheilungen.	Dicke.	Wachsthum vor der Torsion. (7 St.)	Wachsthum nach der Torsion. (18 St.)	Totale Torsion.	Bleibende Torsion.	Elastische Torsion.
I oben	2.9	0.7	—	**180°**	90°	90°
II	3.9	1.6	1.4	90°	25°	65°
III	4.2	2.7	2.1	25°	0°	25°
IV	4.4	3.5	**2.7**	25°	0°	25°
V	4.4	**4.5**	0.5	25°	0°	25°
VI	4.4	3.0	0.5	0°	0°	0°
VII	4.6	1.0	0.0	0°	0°	0°

Vergleicht man zum Schluss die aus den drei Versuchsreihen gewonnenen Resultate mit einander, so zeigt sich eine vollständige Uebereinstimmung. Man kann sie also in einem Satze zusammenfassen: In wachsenden, stark turgescirenden Sprossen besitzen die Dehnbarkeit, Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit in der unmittelbaren Nähe der Endknospe ein Maximum und nehmen mit zunehmender Entfernung von dieser stetig ab. Dieser Satz gilt unabhängig von dem Alter des wachsenden Sprosses. Die mitgetheilten Versuche bezogen sich auf den Zustand, wo das Maximum der Partialzuwachse den Gipfel noch nicht erreicht hatte; dass der Satz auch für den späteren Zustand der Sprosse, wo das Wachsthumsmaximum bereits den Gipfel erreicht hat, seine Gültigkeit hat, bedarf wohl keines weiteren Beweises; in manchen Versuchen, wo die Sprosse schon älter waren als sich voraussehen liess, bestätigte sich übrigens diese Folgerung.

(*Arb. d. Bot. Instituts in Würzburg, Band I, Heft IV 1874, p. 519*).

DIE RESULTATE DER NEUESTEN FORSCHUNGEN ÜBER DAS LÄNGENWACHSTUM DER PFLANZEN.

Untersucht man im Frühjahr den Gipfel eines kräftig wachsenden beblätterten Sprosses einer Kartoffelstaude, so beobachtet man leicht, dasz die einzelnen gefiederten Blätter gegen die Spitze kleiner werden, und in kürzeren Entfernungen von einander an den Sprossen befestigt sind. Die Spitze des Sprosses selbst wird von einer Anzahl sehr kleiner über einander gebogener Blätter bedeckt, und dem Auge des Beobachters entzogen. Die Gesammtheit dieser zusammengebogenen jungen Blätter, mit der von ihnen umschlossenen jüngsten Strecke des Stengels stellt die Endknospe dar. In ihr liegt der Heerd der Neubildungen des Sprosses; von sämmtlichen Theilen, welche den erwachsenen belaubten Stengel zusammensetzen, findet die erste Anlage in dieser Endknospe statt.

Zergliedert man die Endknospe, so beobachtet man schon mit dem unbewaffneten Auge die grosze Zahl der jungen Blätter, welche um so kleiner sind, je näher sie der Mitte der Knospe liegen. Ganz nahe der Mitte liegen winzig kleine Blättchen, welche ohne Vergröszerung kaum als solche zu erkennen sind. Von diesen zu den äuszersten deutlich gefiederten Blättern der Knospe führt eine vollständige Reihe von Zwischenformen. Jedes einzelne Blatt wird in der Nähe der Spitze des Sprosses als kleines seitliches Anhängegebilde angelegt, und durchläuft nach einander die ganze Reihe der Formen, welche die verschieden alten Blätter der Knospe uns zu gleicher Zeit zeigen. Das Blatt trennt sich dabei in Blattstiel und Fiederblättchen, in letzteren bilden sich die Nerven und ihre Verzweigungen aus. Diese Ausbildung geht schon innerhalb der Knospe so weit, dasz in dem Miniaturblatte, wie es im äuszeren Theil der Endknospe gefunden wird, sämmtliche Theile und Zellen schon fertig vorhanden sind, welche es im ausgewachsenen Zustande besitzen wird; es fehlt ihnen nur noch die bedeutende Grösze jenes Zustandes.

Wie die Blätter, so sind auch die sie tragenden Stengelglieder in der Endknospe nur sehr klein, und kaum von einander zu unterscheiden. Nur im unteren Theile der Knospe sind sie schon deutlich angelegt, und zeigen sich aus allen jenen Gewebepartien und Zel-

len zusammengesetzt, welche auch im erwachsenen Internodium angetroffen werden; auch sie brauchen nur der Streckung, um den fertigen Zustand zu erreichen.

In der Endknospe findet also die Anlage und vollständige Formausbildung sämmtlicher Theile bei sehr geringem Volumen statt. In dem Momente, wo sie aus letzterer hervortreten, bestehen die Glieder des Pflanzenkörpers aus einer äuszerst groszen Menge sehr kleiner Zellen. Man kann die Vorgänge in der Endknospe als erstes Stadium des Pfanzenwachsthums, als Stadium der Neubildungen bezeichnen.

In schroffem Gegensatze zu diesem ersten Wachsthumsstadium steht das zweite, dasjenige des Längenwachsthums. Neue Blätter und Internodien, oder neue Gewebemassen werden in dieser Periode nicht angelegt. Zelltheilungen fehlen ihr, oder treten doch spärlich auf, und im letzteren Falle sind sie niemals formbestimmend, sondern immer nur sekundäre Folgen des Längenwachsthums. Dagegen nehmen in dieser Zeit die angelegten Theile um das Vielfache, ja oft um das Hundert- und Mehrfache an Volumen zu, indem sich ihre Zellen in jeder Richtung, meist aber hauptsächlich in einer Richtung ausdehnen. Durch diese Streckung erreichen die in der Knospe angelegten Theile ihre definitive Grösze und Form.

Nach dem Schlusse dieser Periode findet in den Blättern kein weiteres Wachsthum statt, sie sind völlig ausgewachsen, und verwenden alle ihre Arbeit auf die Bildung organischer Substanz in ihren Blattgrünkörnen durch Zersetzung von Kohlensäure und Wasser unter dem Einflusse des Lichts.[1]) Im Stengel dagegen ist nach dem Aufhören des Längenwachsthums, an dessen Stelle eine andere Form der Volumenvergröszerung getreten, welche sich als Dickenwachsthum geltend macht. Zwischen dem Bast- und dem Holzkörper hat sich hier eine dünne Gewebeschicht erhalten, in der die Fähigkeit fortwährend neue Zellen zu bilden, nicht, wie in den übrigen Theilen des Stengels, erloschen ist. Diese Gewebeschicht bildet durch wiederholte Zelltheilungen auf ihrer Innenseite die Elemente des Holzkörpers, auf ihrer Auszenseite diejenigen des Bastes; sie erhält sich dabei selbst fortwährend die Fähigkeit zu erneuten Zelltheilungen. Dieses Bildungsgewebe ist das Cambium, das in einjährigen Stengeln dikotyler Pflanzen zwar nur eine untergeordnete Rolle spielt, dessen Thätigkeit aber bei längerer Lebensdauer eine hohe

---

1) Siehe hierüber: Pfeffer. Die Produktion organischer Substanz in der Pflanze; Landwirthsch. Jahrb. III. Jahrg. 1874. Heft I. S. 1.

Wichtigkeit erreicht. Allbekannt ist es, dasz das Dickenwachsthum unserer Bäume ausschlieszlich auf der Thätigkeit dieses Cambiums beruht.

Das dritte Stadium, welches wir in der Entwickelungsgeschichte des Pflanzengliedes zu unterscheiden haben, ist also je nach der Natur des betrachteten Organs verschieden; für die meisten Blätter und blattartigen Organe, und für manche zumal monokotyle Achsentheile ist es einfach der ausgewachsene Zustand, für die dikotylen Stengel ist es fast immer das Stadium des Dickenwachsthums. Indem die Thätigkeit des Cambiums eine unbegrenzte ist, ist für diese Organe das Stadium des Dickenwachsthums zugleich das letzte.

Jedes Glied einer Pflanze durchläuft also, mit wenigen Ausnahmen, [1]) nach einander drei Entwickelungsstadien, das der Anlage neuer Theile, das des Längenwachsthums oder der Streckung der angelegten Theile, und den ausgewachsenen Zustand, an dessen Stelle in vielen Fällen das Stadium des Dickenwachsthums tritt. Diese Wachsthumsstadien sind in ihren Elementarvorgängen so grundverschieden, dasz sie unbedingt eine getrennte Behandlung erfordern. Im vorliegenden Aufsatze soll nur die zweite Periode, die des Längenwachsthums beleuchtet werden.

Es ist nicht schwer, an einem Kartoffelsprosse die Grenzen des in dieser zweiten Periode befindlichen Stengelabschnittes aufzufinden. Die obere ist selbstverständlich durch die untere Grenze der Endknospe gegeben. Zur Feststellung der unteren giebt es mehrere Mittel, bei deren Anwendung aber immer darauf zu achten ist, dasz die Grenze selbst keine scharfe ist, sondern dasz der wachsende Theil nur sehr allmählig in den ausgewachsenen übergeht. Die sicherste und zugleich genaueste Methode ist folgende: Man theilt den Sprosz in der Höhe, wo man die Grenze etwa vermuthet, durch feine Tuschstriche in gleich lange Abtheilungen, z. B. von 1 oder 2 Cm. Länge ein, und überläszt ihn ruhig sich selber. Die Länge derjenigen Abschnitte, in denen noch Längenwachsthum stattfindet, wird jetzt allmählig zunehmen, während die ausgewachsenen Theile ihre Länge nicht ändern. Untersucht man den Sprosz also nach Verlauf von 24 Stunden wieder, und miszt die Entfernungen der Tuschstriche, so wird die unterste Abtheilung, in der noch Verlängerung beobachtet wird, die gesuchte Grenze bezeichnen.

Rascher und bequemer führt aber eine Methode zum Zweck, wel-

1) Z. B. viele Farnstämme, denen die Streckung wenigstens in der Richtung der Länge, fehlt.

che auf eine merkwürdige und auffällige Eigenschaft sich streckender Pflanzentheile beruht. Schneidet man ein wachsendes Internodium aus dem Stengel heraus, und trennt es der Länge nach in zwei oder vier einander nahezu gleiche Theile, so krümmen diese sich schon während der Trennung, wobei ihre von der Oberhaut bekleidete Auszenseite konkav, die Markseite aber konvex wird. In diesem gekrümmten Zustande ist offenbar das Mark länger als die Epidermis; es beruht die Krümmung auf einer Verlängerung des Markes und einer Zusammenziehung der Oberhaut im Augenblicke der Spaltung des Internodiums in einzelne Längstheile. Man darf hieraus folgern, dasz im unverletzten Stengeltheil eine Spannung zwischen dem Hautgewebe und dem Marke vorhanden war, ein Streben, so zu sagen, des Markes sich auszudehnen, und der Oberhaut sich zu verkürzen. An diesem Streben sind die Theile aber durch ihre Verbindung zu einem Ganzen verhindert, das Mark wird durch das umgebende Gewebe zusammengepreszt, das Hautgewebe durch das Mark gedehnt. Isolirt man die verschiedenen Gewebeschichten eines gemessenen Stengelstückes, und miszt sie in diesem Zustande, so zeigt sich dem entsprechend die Epidermis verkürzt, das Mark verlängert.

Diese Erscheinungen, welche als Gewebespannung bekannt sind, und im Gange der physologischen Erforschung des Wachsthums eine wichtige Rolle gespielt haben, sind zwar keineswegs immer Folgen des Längenwachsthums, stehen aber doch in sehr enger Beziehung zu diesem. Sie finden ihre hauptsächlichste Ursache in einer Eigenschaft des Zellinhaltes der Markzellen, vermöge deren diese Wasser stark an sich ziehen und in groszer Menge zu sich nehmen, wobei ihr Volumen und zumal ihre Länge eine bedeutende Zunahme erfährt und ihre Form sich entsprechend ändert. Den Zellen der Oberhaut, sowie des Holz- und Bastkörpers fehlt diese Eigenschaft, sie nehmen auch, wenn man sie in Wasser legt, dieses nur in geringer Menge auf. Ein kräftig wachsendes von den übrigen Geweben isolirtes Mark kann aber so viel Wasser aufnehmen, dasz es sich um bis 30 pCt. verlängert. Da also das Mark das Wasser stärker anzieht, und sich dabei stärker zu dehnen sucht als die Oberhaut, so musz die obenerwähnte Spannung zwischen den verschiedenen Gewebeschichten entstehen. Der Beweis dasz diese Gewebespannung auf der genannten Eigenschaft beruht, liefert die Wiederholung unseres ersten Versuches mit einem völlig gewelkten Stengelstück. Durch den Wasserverlust ist das Ganze schlaff geworden, die Zellen sind nahezu in den spannungslosen Zustand zurückgekehrt. Dem

entsprechend sind die Zellhäute nicht mehr gedehnt, sondern haben nahezu die durch Wachsthum erreichte Länge. Theilt man das Internodium in diesem Zustande in vier Längstheile, so krümmen sich diese nicht, sondern bleiben schlaff; taucht man sie in Wasser, so stellt sich alsbald die Krümmung wieder ein.

Die jetzt hinreichend erörterte Erscheinung der Gewebespannung kann nun als Merkmal für die Region des Längenwachsthums in Stengeln benutzt werden. Untersucht man nämlich in der angegebenen Weise den auswachsenen Theil, so klaffen die Längstheile nicht; die ausgewachsenen Internodien besitzen also diese Gewebespannung nicht mehr. Zerlegt man einen wachsenden Sprosz in einzelne gleich lange Stücke, und spaltet diese sämmtlich in gleicher Weise, so sieht man, dasz die Krümmung nicht in allen gleich stark ist. In einiger Entfernung von der Endknospe ist sie sehr bedeutend, nimmt aber nach unten ganz allmählig ab, bis sie endlich unmerklich wird. Wo sie ganz aufhört, ist die Grenze des ausgewachsenen Theiles erreicht und überschritten.

Noch andere Methoden aufzuführen, welche zum Auffinden der unteren Grenze des sich streckenden Theiles benutzt werden können, aber meist ein weniger genaues Resultat geben, unterlasse ich des Raumes wegen.

Wir sahen, dasz die Gewebespannung nicht in allen Theilen der wachsenden Region gleich stark war, und da diese, wie erwähnt, zum Wachsthum in naher Beziehung steht, so drängt sich die Frage auf, ob das Wachsthum selbst überall mit gleicher Intensität vor sich gehe, und wenn nicht, wie es über den Sprosz vertheilt sei. Mit der Beantwortung dieser Frage betreten wir erst recht das zu behandelnde Gebiet, und ihre Wichtigkeit rechtfertigt es, wenn wir mit ihr anfangen.

Die erste der beiden oben zur Auffindung der Grenze des Wachsthums benutzten Methoden ist es, welche uns hier Aufschlusz geben kann, nur müssen die Marken sich jetzt über den ganzen wachsenden Theil erstrecken. Die Ausführung des Versuchs ist eine sehr leichte. Am besten eignen sich junge, in Töpfen gezogene Bohnenpflanzen (z. B. *Phaseolus multiflorus*), deren erstes Stengelglied oberhalb der Samenlappen in voller Entwickelung begriffen ist. Man trägt auf dieses epikotyle Glied mittelst eines gut gearbeiteten Pinsels feine Querstriche mit Tusch auf, indem man den Stengel an einen Millimeterstab genau anlegt, und dafür sorgt, dasz die einzelnen Striche in kurzen, genau gleichen Entfernungen von einander gezogen werden. Den so vorbereiteten, nicht von der Wurzel

getrennten Stengel läszt man während mehrerer Stunden bei hoher Temperatur und unter günstigen Umständen wachsen. Nach Verlauf dieser Zeit legt man den Maszstab wieder an, und liest die Verlängerung der einzelnen Abtheilungen ab. Man findet dann, dasz sie nicht alle in gleichem Masze zugenommen sind, sondern es wird in irgend einem Abschnitte ein Maximum der Streckung beobachtet, während oberhalb und unterhalb dieses Abschnittes die Zuwachse allmählig kleiner werden, bis sie in der Nähe der Endknospe und auf der Grenze des ausgewachsenen Theiles ihren geringsten Werth erreichen. Die Zunahme dieser einzelnen Abschnitte des Stengels werden *Partialzuwachse* genannt. Um eine bessere Einsicht zu gestatten, führe ich hier beispielsweise die Partialzuwachse eines etiolirten epikotylen Stengelgliedes von *Phaseolus multiflorus* an, welches, nachdem es in 12 Stücke von 3.5 Mm. Länge getheilt war, während 16 Stunden im Dunkeln bei 10—11° R. sich selbst überlassen wurde. Die folgenden Zuwachse sind auf einen Zeitraum von 24 Stunden umgerechnet, und in Mm. ausgedrückt [1])

1.2 1.5 2.7 **3.9** 3.3 1.8 1.1 0.6 0.6 0.3 0.3 0.3

Die erste Zahl links (1.2) bedeutet den Zuwachs des jüngsten, der Endknospe am nächsten liegenden Abschnittes, die zweite den der folgenden Abtheilung u. s. w. Man sieht, dasz die Partialzuwachse bis zur vierten Abtheilung stetig zunehmen, um von dieser aus stetig, aber langsam abzunehmen. Die Geschwindigkeit des Längenwachsthums nimmt also erst zu, erreicht ein Maximum und nimmt dann wieder allmählig ab. Diese Thatsache, welche in der letzten Zeit durch die eingehenden Untersuchungen von Sachs zum festen Ausgangspunkte aller Wachsthumsuntersuchungen geworden ist, wird nach der von diesem Forscher eingeführten Nomenklatur als *grosze Periode* des Wachsthums bezeichnet.

Es leuchtet ein, dasz die Partialzuwachse, weil sie sich auf ursprünglich gleich lange Abtheilungen beziehen, zugleich ein Masz für die relative Geschwindigkeit des Längenwachsthums in den verschiedenen Querschnitten des Stengels geben. Da aber in jedem einzelnen Abschnitte die Geschwindigkeit des Wachsthums nicht an allen Punkten dieselbe zu sein braucht, erhält man nach dieser Methode nur die mitteren Geschwindigkeiten der Abschnitte. Um also dem wahren Sachverhalte möglichst nahe zu kommen, musz man die

---

1) J. Sachs, Ueber den Einflusz der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums (Streckung) der Internodien; Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg, Heft II. 1872. S. 128.

Entfernung der Marken so klein machen, wie es nur irgend möglich ist, ohne die Messung der Zuwachse dadurch ungenau zu machen. Versuche, welche dieser Anforderung genügen, haben die Existenz der groszen Periode unzweifelhaft dargethan, und die genaue Lage des Wachsthumsmaximums bei verschiedenen Pflanzenarten angewiesen.

Die Messung der Partialzuwachse lehrt uns die grosze Periode durch Vergleichung der Verlängerung der verschiedenen Querschnitte eines Stengels in der nämlichen Zeit auffinden. Wie wird sich aber die Sache gestalten, wenn wir einen einzelnen Abschnitt während seiner ganzen Entwickelung beobachten, von dem Augenblicke, wo er eben aus der Endknospe hervortritt, bis zum Erreichen des ausgewachsenen Zustandes? Wird auch in diesem Falle die Wachsthumsgeschwindigkeit erst zunehmen und nach Erreichung eines Maximums allmählig fallen? Das Ergebnisz der vorigen Versuche macht dieses höchst wahrscheinlich, doch fordert die Wichtigkeit der Erscheinung, dasz wir auch nach dieser, mehr direkten Methode den Beweis ihrer Richtigkeit liefern. Zu diesem Zwecke wählen wir wieder unsere Bohnenpflanze, und markiren auf ihrem Stengel, in der unmittelbaren Nähe der Endknospe, einen Abschnitt von willkürlicher, doch am besten geringer Länge. Wir überlassen die im Topfe wachsende Pflanze sich selber unter günstigen Wachsthumsbedingungen und messen jede 24 Stunden einmal die Entfernung unserer Marken. Die Vergleichung der so gefundenen Zahlen giebt uns die Zuwachse während der aufeinanderfolgenden Tage. Handelt es sich nur um die absoluten Zuwachse, so können wir diese Zahlen für unsere Betrachtungen benutzen, wollen wir aber die Wachsthumsgeschwindigkeit an den verschiedenen Tagen vergleichen, so müssen wir eine weitere Rechnung vornehmen. Die absoluten Zuwachse beziehen sich nämlich auf dasselbe Stück, welches aber zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene Länge besitzt. Um die Geschwindigkeit zu finden, müssen wir also die Zuwachse auf gleiche Anfangslängen umrechnen, wodurch die Zahlen unter sich vergleichbar werden.

Ein Beispiel wird dieses klar machen. Ich wähle einen von Sachs in der zitirten Arbeit beschriebenen, mit einer Bohnenpflanze ausgeführten Versuch; neben den direkten Zahlenbeobachtungen gebe ich auch die der erwähnten Anforderung entsprechend berechneten Geschwindigkeiten. Die Pflanze war etiolirt und wurde im Finstern bei 10—11° R kultivirt. Die Entfernung der Marken war anfangs 3—5 Mm.; sie wurde in Zeitintervallen von genau 24 Stunden gemessen.

Die letzte Spalte der Tabelle enthält unter der Ueberschrift „Wachsthumsgeschwindigkeit" die Zuwachse auf gleiche Anfangslängen berechnet, und zwar auf 1.0 Mm. wodurch sie bei Multiplikation mit 100 die prozentischen mittleren Verlängerungen der Versuchsstrecke in den verschiedenen Tagen liefern.

Zeit der Messung	Totallänge.	Absolute Zuwachse.	Wachsthums-gescwhindigkeit.
Anfang	3.5	—	—
nach 24 Stunden	4.7	1.2	0.3
„ 2 × 24 „	6.2	1.5	0.3
„ 3 × 24 „	8.7	2.5	0.4
„ 4 × 24 „	14.2	5.5	**0.6**
„ 5 × 24 „	21.0	7.0	0.5
„ 6 × 24 „	30.0	9.0	0.4
„ 7 × 24 „	44.0	**14.0**	0.4
„ 8 × 24 „	54.0	10.0	0.2
„ 9 × 24 „	61.0	7.0	0.1
„ 10 × 24 „	63.0	2.0	0.0

Sowohl die Betrachtung der absoluten Zuwachse, als die Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt erst eine Zunahme der Zahlen, dann ein Maximum, und dann wieder eine stetige Abnahme. Auch diese Methode beweist also die Existenz der groszen Periode. Es könnte auf den ersten Blick auffallend scheinen, dasz das Maximum beider Spalten nicht auf denselben Tag fällt; bedenkt man aber, dasz die Zuwachse sich an jedem folgenden Tage auf eine gröszere Anfangslänge beziehen, so erklärt es sich leicht, dasz ihr Maximum um einige Tage später auftritt, als dasjenige der Wachsthumsgeschwindigkeit.

Da nun beide von einander unabhängige Methoden zu demselben bestimmten Ergebnisse führen, dürfen wir die Thatsache, dasz die Geschwindigkeit der Längenwachsthums erst zunimmt, um nach Erreichung eines Maximums wieder abzunehmen, als vollkommen feststehend betrachten.

Diese wichtige Thatsache wurde von verschiedenen Forschern untersucht, unter denen zumal Rauwenhoff [1]) zu nennen ist, als derjenige, der die genannte Regel am bestimmtesten ausgesprochen hat. In neuerer Zeit wurde sie einer eingehenden Prüfung mittelst

1) Rauwenhoff, Mittheilungen der königl. Akad. d. Wissenschaft. Amsterdam. 2. Reihe. Bd. II. 1867.

verbesserter Beobachtungsmethoden von Sachs unterzogen, deren Resultate in der oben zitirten Arbeit niedergelegt sind.

Wir haben oben gesehen, dasz die Zahlen der groszen Periode den wahren Sachverhalt um so genauer angeben, je kleiner die Entfernung unserer Marken war. Ganz klein kann man aber diese Entfernungen darum nicht machen, weil sonst die unvermeidlichen Beobachtungsfehler das Resultat zu sehr beeinträchtigen oder gänzlich unkenntlich machen würden. Was uns aber erperimentell nicht erreichbar ist, können wir durch logische Schluszfolgerung zu ermitteln versuchen. Denken wir uns also die Entfernung der Tuschstriche so klein, dasz sie der Länge einer Markzelle gleichkommt. Denken wir uns diese Entfernung täglich gemessen, so würden wir den Wachsthumsverlauf einer einzelnen Zelle bekommen. Wir dürfen nach den mitgetheilten Versuchen schlieszen, dasz die Wachsthumsgeschwindigkeit auch in diesem Falle erst zunehmen, ein Maximum erreichen und dann abnehmen würde, m.a.W., dasz auch das Wachsthum der einzelnen Zellen eine grosze Periode zeigen würde.

Diese Schluszfolgerung veranlaszt uns aber zu der weiteren Frage, welche mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderungen eine Zelle während ihrer Streckug erleidet? Für ihre Beantwortung genügt es, den Bau der Zellen in den verschiedenen Abschnitten der sich streckenden Region mit einander zu vergleichen. Auf den Grenzen dieses Theiles finden wir die beiden Extreme in der Grösze der Zellen. Nahe an der Endknospe winzig kleine, mit körnigem Inhalt dicht erfüllte tafelförmige Zellen, deren Fläche senkrecht auf die Achse des Sprosses steht. An der Grenze des ausgewachsenen Theiles sind die Zellen grosz, von länglich-cylindrischer Gestalt, oft nur wenig breiter als die eben erwähnten, aber in der Richtung der Stengelachse um ein sehr Bedeutendes verlängert; ihr Inhalt ist dabei viel weniger dicht geworden, indem das Protoplasma nur noch eine dünne Wandbekleidung bildet, und der übrige Raum von einer wäszrigen Lösung verschiedener Stoffe ausgefüllt wird. Zwischen diesen beiden ertremen Fällen beobachtet man, wie zu erwarten, eine vollständige Reihe von Zwischenformen.

Die erste Veränderung, welche beim Anfang der Streckung im Protoplasmakörper wahrgenommen wird, besteht in der Bildung eines oder mehrerer Hohlräume in seinem Innern, welche eine wäszrige Flüssigkeit enthalten, in der sich verschiedene Substanzen in Lösung vorfinden. Bald flieszen diese Hohlräume zu einem einzigen zusammen, wobei das Protoplasma sich von der Mitte der Zelle zu-

rückzieht, um an der Zellwand eine lückenlose Innenbekleidung zu bilden, welche den Zellsaft allseitig der Art umschlieszt, dasz letzterer an keiner Stelle mit der Zellhaut in unmittelbarer Berührung steht.

Ist die Entwickelung so weit fortgeschritten, so zeigt die mikroskopische Untersuchung weiter nur noch eine Volumenzunahme der ganzen Zelle, welche auf dem Wachsthum der Zellhaut, und der Wasseraufnahme des Zellsaftes beruht; das Protoplasma verschlieszt den Zellsaft zwar immer allseitig, nimmt aber augenscheinlich nicht an Masse zu.

Die Aufnahme von Wasser in den Zellsaft ist nicht einfach die Folge der Vergröszerung des Innenraumes der Zelle durch das Wachsthum der Haut; sie beruht auf einer von diesem Wachsthum unabhängigen und selbstthätig wirkenden Ursache. Folgender Versuch ist sehr geeignet, diesen Satz anschaulich zu machen: Schneidet man aus dem rasch wachsenden Theil eines nicht hohlen Stengels das Mark heraus, indem man dafür sorgt, dasz keine Fragmente des Holzkörpers diesem mehr anhängen, und legt man es in Wasser, so beobachtet man eine rasche Verlängerung, welche in einigen Stunden, bei günstiger Temperatur oft 30 pCt. der ursprünglichen Länge erreichen kann. Selbstverständlich beruht diese Verlängerung auf einer Einsaugung von Wasser in die einzelnen Zellen, welche sich dabei in dem gleichen Masze verlängern wie das Ganze. Nimmt man das Mark aus dem Wasser heraus und läszt es durch Verdunstung das aufgenommen Wasser verlieren, so zieht es sich zusammen, und wird sogar kürzer als es anfangs war. Dieser leicht zu wiederholende Versuch beweist uns zwei sehr wichtige Eigenschaften wachsender Markzellen: 1) die grosze Anziehungskraft des Zellinhaltes für Wasser, 2) die bedeutende Dehnbarkeit der Zellhäute.

Ist nun in einer wachsenden Zelle die dehnbare Zellhaut auch wirklich gedehnt? Auch hierüber musz der Versuch entscheiden. Falls eine Dehnung vorhanden ist, so musz die Haut sich zusammenziehen, sobald die dehnende Ursache aufhört; m. a. W. sobald durch Verdunstung den Zellen Wasser entzogen wird, musz der wachsende Stengel sich verkürzen. Um dieses zu beobachten, messen wir die Länge des sich streckenden Theiles eines, am besten dünnen Stengels, und lassen diesen dann welken. Im welken Zustande wieder gemessen, ergiebt sich eine ansehnliche Verkürzung, woraus man schlieszen darf, dasz die wachsenden Zellhäute im frischen Zustand wirklich gedehnt waren.

Eine starke Anziehung des Zellsaftes für Wasser, eine hohe

Dehnbarkeit der Zellwandungen und eine wirklich vorhandene Dehnung der letzteren sind die drei durch das Vorhergehende bewiesenen Eigenschaften wachsender Zellen, welche bei dem Wachsthum eine Hauptrolle spielen. Ehe ich diese Rolle näher beleuchte, will ich kurz darauf hinweisen, dasz sie es sind, welche in den Zellen verschiedener Gewebeschichten in verschiedenem Masze vorhanden, die im Anfang besprochenen Erscheinungen der Gewebespannung hervorrufen. Wir sahen bei der Behandlung dieser, dasz die Theile eines wachsenden Sprosses beim Spalten auseinanderweichen, und sich mit der Oberhaut konkav krümmen. Im Augenblicke der Spaltung verlängerte sich das Mark und verkürzte sich die Oberhaut; im unverletzten Stengel war also jenes zusammengedrückt, diese aber gedehnt. Da nun ein in Wasser gelegtes wachsendes Mark, wie schon erwähnt, sich stark verlängert, die isolirte Oberhaut aber diese Erscheinung nicht zeigt, so wird auch im unverletzten Sprosse das Mark durch Wasseraufnahme sich zu dehnen suchen, daran aber durch die Oberhaut, der dieses Streben fehlt, verhindert werden. Eine Dehnung der Oberhaut und ein Zusammengedrücktwerden des Markes wird die Folge sein, wie diese auch wirklich durch das Klaffen bei der Spaltung als allgemeine Eigenschaften rasch wachsender Sprosse bewiesen werden. Man sieht also, dasz die Erscheinungen der Gewebespannung durch die nahmhaft gemachten Eigenschaften wachsender Zellen hinreichend erklärt werden. Kehren wir jetzt zu den eigentlichen Wachsthumsvorgängen zurück.

Auf die oben genannten Thatsachen stützend und mit kritischer Benutzung mehrerer Forschungsresultate, auf deren Beleuchtung einzugehen mich hier zu weit führen würde, gelangte Sachs 1) zu einer theoretischen Auffassung der inneren Vorgänge des Längenwachsthums, welche wenigstens einige Hauptmomente mit Bestimmtheit nachzuweisen erlaubt. Nach den von ihm auseinander gesetzten Anschauungen spielt die Dehnung, welche die Zellwandungen durch den Zellinhalt erfahren, bei der Streckung dieser Wandungen eine Hauptrolle. Ich will hier wenigstens die Grundzüge seiner Theorie kurz anführen.

Das Wachsthum beruht auf einer Einlagerung fester Theilchen zwischen die bereits vorhandenen. Damit ein neues Theilchen sich bilde, musz die Entfernung der umliegenden eine gewisse Grenze überschreiten, sonst ist, so zu sagen, kein Raum für seine Bildung

---

1) Sachs in der 3. Auflage des Lehrbuchs der Botanik. 1863. S. 698—702.

da. Sind nun in einer Zelle sämmtliche für das Wachsthum erforderliche äuszere Umstände, wie eine hinreichende Temperatur u. s. w. gegeben, ist kein Mangel an Nährstoffen oder an den Bedingungen ihrer chemischen Veränderungen da, so ist die hauptsächlichste Ursache des Wachsthums diejenige, welche die Entfernung der bestehenden Zellhautmolekeln zu einer solchen macht, dasz neue feste Theilchen sich zwischen sie ablagern können. Diese Ursache finden wir nun in der oben besprochenen Dehnung der Zellhäute durch den Zellinhalt. Sie zieht die Molekeln auseinander, und ermöglicht die Entstehung neuer. Sobald diese aber entstanden sind, ist der Gleichgewichtszustand aufgehoben, die gewachsene Zellhaut kann durch den Zellinhalt weiter gedehnt werden, und wird es auch, indem der letztere mehr Wasser aufnimmt. Durch diese Dehnung ist aber wieder die Ursache zu erneutem Wachsthum gegeben, welche selbst wieder eine weitere Dehnung ermöglicht, und so geht es weiter. Eine wichtige Stütze findet diese Theorie in der Erfahrung, dasz im welken Zustande, also ohne Dehnung der Zellhäute, kein oder fast kein Längenwachsthum stattfindet.

Im Laufe des vorigen Jahres sind zwei Thatsachen bekannt gemacht worden, welche für die Sachs'sche Ansicht weitere experimentelle Stützen liefern. Einerseits habe ich gezeigt,[1]) dasz das Masz der Dehnung der Zellhäute durch den Zellinhalt nicht in sämmtlichen Abschnitten eines wachsenden Sprosses das nämliche ist, sondern dasz diese Dehnung in einer gewissen Entfernung von der Endknospe einen gröszten Werth und von da aus sowohl nach oben, als nach unten allmählig abnimmt. Die Stelle des Maximums jener Dehnung fällt nun, so weit die direkte Beobachtung hierüber entscheiden liesz, mit dem Maximum der Partialzuwachse zusammen, m. a. W. wo die Dehnung der Zellhäute die gröszte ist, da herrscht auch das rascheste Längenwachsthum. Dieser Befund war nach der Sachs'schen Ansicht offenbar zu erwarten. Andererseits wurde von Sorauer[2]) dargethan, dasz das Längenwachsthum von Stengeln und Blättern der Gerstenpflanze abhängt von der Wassermenge, welche ihr während ihrer Vegetation dargeboten wird. Er kultivirte Gerstenpflanzen in Töpfen und sorgte dafür, dasz durch tägliche Ersetzung des durch Verdunstung verlorenen Wassers der Wassergehalt des Bodens während der ganzen Vegetationszeit konstant gehalten wurde. Dieser konstante Wassergehalt war in ver-

1) Siehe oben S. 258.

2) P. Sorauer, Einflusz der Wasserzufuhr auf die Ausbildung der Gerstenpflanze. Bot. Zeitung 1873, S. 145.

schiedenen Töpfen auf verschiedene Prozentzahlen der wasserhaltenden Kraft der Erde festgesetzt. Er beobachtete dabei, dasz sowohl die einzelnen Glieder der Pflanzen ,als auch die Zellen selbst desto gröszer waren, je höher (bis 60 pCt.) der konstante Wassergehalt der Erde war. Abgesehen von dem sonstigen Einflusse jenes Wassergehaltes beweist dieses Resultat einen wichtigen Einflusz auf die Streckung schon angelegter Zellen, dessen Grund wohl nur darin gesucht werden musz, dasz die gröszere Menge des dargebotenen Wassers eine gröszere Wasseraufnahme des Zellinhaltes, und somit eine ansehnlichere Dehnung der Zellhäute herbeiführte.

Jedermann weisz, dasz das Wachsthum der Pflanzen in hervorragendem Masze von äuszeren Umständen abhängig ist. So allgemein es aber bekannt ist, dasz eine geeignete Ernährung, dasz Licht und Wärme dem Pflanzenwachsthum förderlich sind, so wenig hat man, bis in die letzten Jahre, eine nur annährend genaue Einsicht in die Beziehungen jener Bedingungen zu den eigentlichen Wachsthumsvorgängen sich zu verschaffen gewuszt. Eine wichtige Ursache davon mag wohl die gewesen sein, dasz man die drei oben unterschiedenen Wachsthumsperioden, zumal aber die beiden ersten, nicht hinreichend auseinander hielt. Musz es doch von vorn herein sehr wohl als möglich erscheinen, dasz Neubildung und Streckung nach ganz verschiedenen Gesetzen von den klimatischen und sonstigen äuszeren Agentien beherrscht werden!

Wir beschränken uns auf die Beleuchtung des Einflusses jener Agentien auf die Streckung schon gebildeter Pflanzentheile. In erster Linie hängt diese von der Anwesenheit hinreichender Nahrungsstoffe in der Pflanze ab, sei es, dasz diese im wachsenden Gliede selbst, oder in Knollen, Zwiebeln oder sonstigen Theilen der Pflanze schon fertig vorhanden sind, oder dasz sie erst während des Wachsthums von der Wurzel aufgenommen und in den Blattgrünkörnern der Blätter gebildet werden. Dasz in letzterem Falle das Wachsthum indirekt von allen jenen Einflüssen abhängt, welche die Assimilation organischer Substanz in den Blättern oder die Aufsaugung organischer Salze durch die Wurzel fördern oder hindern, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden. Hier aber fassen wir nur die direkte Einwirkung der äuszeren Agentien auf die Streckung in's Auge, indem wir stets eine völlig hinreichende Menge Nährstoffe als gegeben voraussetzen. Die zu besprechenden äuszeren Agentien sind die Wärme und das Licht.

Das Wachsthum findet nur bei bestimmten Temperaturen statt,

es giebt einen gewissen Wärmegrad, unterhalb dessen kein Wachsthum mehr stattfinden kann; ebenso giebt es eine obere Temperaturgrenze des Pflanzenwachsthums. Diese beiden Grenzen sind jedoch nicht für sämmtliche Pflanzenarten die nämlichen, sondern wie es scheint, jeder spezifisch eigenthümlich. So wächst eine keimende Weizenpflanze nicht unterhalb 5° C., ein Kürbissamen braucht aber wenigstens 13° C., um das in ihm der Form nach fertige Würzelchen und Stengelchen auf die Länge des ausgewachsenen Zustandes zu strecken. Gerste keimt nicht oberhalb 38° C., während Bohnen (*Phaseolus multiflorus*) ihre Würzelchen noch bei 46° C. treiben. Für die Landwirthschaft ist zumal die Kenntnisz der unteren Grenzen der sogenannten spezifischen Nullpunkte der Kulturpflanzen von Wichtigkeit, indem Temperaturen unterhalb dieser für die ausgesäeten Samen ohne Nutzen, sogar bei längerer Dauer durch die Gefahr der Fäulnisz schädlich sind. Die oberen Temperaturgrenzen sind in praktischer Hinsicht weniger wichtig, da sie meist so hoch liegen, dasz die Temperatur im Freien sie fast niemals erreicht.

Die zwischen diesen beiden Grenzen liegenden Temperaturen haben für das Wachsthum keineswegs einen gleichen Werth, sondern dieses wird desto energischer, je höher die (konstante) wirksame Temperatur über den spezifischen Nullpunkt liegt; jedoch gilt dieser Satz nur bis zu einer bestimmten Temperatur, bei welcher das Wachsthum seine gröszte Geschwindigkeit erreicht, während jede Zunahme der Wärme über diese Grenze hinaus eine Verminderung der Wachsthumsintensität bedingt. Die Kenntnisz dieser für das Wachsthum günstigsten Temperatur ist sowohl in rein wissenschaftlicher als in praktischer Hinsicht von Interesse; in letzterer zumal, weil jeder oberhalb dieser Grenze liegende Wärmegrad als für die rasche Entwickelung der Pflanze schädlich betrachtet werden musz. Für viele Kulturplanzen liegt die günstigste Temperatur für die Entwickelung der Keimtheile zwischen 27 und 34° C., indem sie je nach den Spezies kleinen Schwankungen unterliegt. Hierzu gehören z. B. Weizen, Gerste, Kürbis und Mais.

Das Licht ist an sich keine Bedingung des Wachsthums; auch in völliger Finsternisz können die meisten Pflanzen wachsen. Auf die Art und Weise des Wachsthums übt es aber einen wichtigen Einflusz aus. In dieser Beziehung aber ist seine Wirkung auf die Streckung je nach den Pflanzentheilen eine verschiedene. Während Blumenblätter[1]), Staubgefäsze und Früchte in ihrem Längenwachs-

1) Auf eine Ausnahme dieser Regel komme ich später zurück.

thum vom Licht nicht beeinfluszt werden, ist das Wachsthum der meisten grünen Organe in solcher Weise vom Licht abhängig, dasz sie im Finstern rascher wachsen als im Lichte. Ob es auch umgekehrt Organe giebt, welche im Licht rascher wachsen als im Dunkeln, ist bis jetzt noch eine offene Frage. Der zweite Fall ist für uns der wichtigste. Ein schönes Beispiel dazu liefern im Finstern austreibende Kartoffelknollen; ihre gelblichweiszen Theile erreichen bekanntlich eine viel gröszere Länge als die am Licht erwachsenden. Doch auch solche Organe, deren Entwickelung durch konstante Finsternisz sehr beeinträchtigt wird, wachsen im Finstern rascher als im Licht, wenn durch abwechselnde Beleuchtung gewissen Bedingungen ihrer Entwickelung genügt wird.

So zeigte jüngst Prantl [1]), dasz die Blattsprossen dikotyler Pflanzen, welche bekanntlich im Finstern weit unter der normalen Grösze bleiben, während der nächtlichen Finsternisz rascher wachsen als am Tage im Lichte, vorausgesetzt, dasz die Temperatur des Tages und der Nacht hinreichend gleich gehalten wird, um überhaupt eine Vergleichung zu gestatten. Im Lichte strecken sich viele Zellen also langsamer als im Finstern; nicht aber deshalb, weil sie in letzterem Falle ihre Entwickelungsperiode rascher durchlaufen und früher den ausgewachsenen Zustand erreichen, sondern wie es scheint, ausschlieszlich darum, dasz ihre Länge im fertigen Zustande eine gröszere sein wird, wenn letzterer im Dunkeln erreicht wird. Wenn das Licht also die absolute Wachsthumsgeschwindigkeit nachgewiesenermaszen verringert, so scheint es doch, so weit die vorliegenden Untersuchungen zu urtheilen erlauben, die auf die Länge im fertigen Zustande berechnete prozentische Wachsthumsgeschwindigkeit nicht zu beeinflussen. —

Auf einer Ueberverlängerung der Internodien durch mangelhaften Lichtzutritt beruhrt die bekannte Erscheinung des Lagerns des Getreides. Früher schrieb man die Schlaffheit der Halme einem Mangel an Kieselsäure zu, doch haben chemische Analysen den Nachweis geliefert, dasz gelagertes Getreide an Kieselsäure nicht ärmer ist als normales. Vor mehreren Jahren lehrte aber schon Sachs, dasz, die gegenseitige Beschattung der Blätter und Halme der einzelnen, dicht neben einander wachsenden Individuen eine theilweise Verdunklung der unteren, sich noch streckenden Halmtheile verursachen müsse, demzufolge diese stärker in die Länge wachsen müssen, als die gleichnamigen Theile hinreichend beleuchteter Pflanzen.

---

1) Prantl, Ueber den Einflusz des Lichts auf das Wachsthum der Blätter; Arbeiten des Bot. Inst. in Würzb. 1873, Heft III. S. 371—384.

Die Ueberverlängerung führt aber eine Erschlaffung des Gewebes mit sich, oder genauer, sie beeinträchtigt die normale Erstarkung in bedeutendem Masze. Diese krankhafte Entwickelung der unteren Internodien der Halme ist nun die Ursache, dasz ihnen die Fähigkeit abgeht, äuszeren Witterungseinflüssen zu widerstehen, und dasz sie leicht an den unteren Partien durchknicken und umbiegen. Es leuchtet ein, dasz nur durch hinreichendes Freistehen der Pflanzen das Lagern verhütet werden kann. Durch welche Mittel aber dieses Freistehen erreicht werden musz, kann hier nicht näher auseinander gesetzt werden. Eine wichtige Bestätigung erhielt in neuester Zeit die gegebene Erklärung des Lagerns durch L. Koch 1), welcher die Halme und Blätter von gelagertem Roggen mikroskopisch untersuchte, und mit normalen und halbetiolirten Halmen und Blättern der nämlichen Art verglich. Er fand dabei, dasz die Zellen der halbetiolirten Halme stark überverlängert sind, und dasz ihre Wandungen dabei bedeutend dünner sind als diejenigen normaler Pflanzen, wodurch sich die gröszere Biegsamkeit der in tiefem Schatten erwachsenen Internodien leicht erklärt. Die unteren Theile der Halme des gelagerten Roggens zeigten sich nun in jeder Hinsicht den halbetiolirten gleichgebaut, es beruht also ihre Schlaffheit auf der nämlichen Ursache.

Von der Wirkung der Temperatur und des Lichtes hängt die tägliche Periodizität des Längenwachsthums ab. Und wie weder die Wärme, noch das Licht einen ausnahmslos regelmäszigen Gang besitzen, so zeigt sich auch die tägliche Periodizität des Wachsthums als eine höchst unregelmäszige. Ueberwiegt am Tage die fördernde Wirkung der höheren Temperatur den hemmenden Einflusz des Lichtes, während dagegen in der Nacht die niedrige Temperatur den Einflusz der Dunkelheit überbietet, und dieses ist der gewöhnliche Fall, so folgt die Wachsthumsgeschwindigkeit dem Gange der Temperatur, und zeigt sein Maximum am Tage, sein Minimum in der Nacht. Ist dagegen der Unterschied der täglichen und nächtlichen Wärme nur gering, so wird umgekehrt, eine ansehnlichere Streckung in der Nacht als am Tage beobachtet. Selbstverständlich können nun sehr verschiedenartige komplizirte Kombinationen der einander entgegengesetzten Wirkungen von Wärme und Licht, zumal bei Beobachtungen im Freien oder in Gewächshäusern, auftreten, und wird der Verlauf des Wachsthums also die mannigfachsten

1) L. Koch, Abnorme Aenderungen wachsender Pflanzenorgane durch Beschattung. Berlin, 1873, 32 S. mit 4 Tafeln.

Unregelmäszigkeiten zeigen. Ohne die genaue Kenntnisz des erwähnten Satzes lieszen sich diese Unregelmäszigkeiten kaum hinreichend erklären. Kultivirt man seine Pflanzen aber im Zimmer, wo Wärme und Licht willkürlich geregelt, oder doch höchst genau kontrolirt werden können, wo man zumal die Wirkung der schwankenden Temperatur bei konstanter Finsternisz, oder der schwankenden Beleuchtung bei annähernd konstanter Temperatur studiren kann, so zeigt sich, dasz beim Ausschlusz der Temperatur- und Beleuchtungsschwankungen die tägliche Periode des Wachsthums hinwegfällt, und dasz sie bei konstanter Temperatur nur dem Lichte, bei konstanter Finsternisz nur der Temperatur folgt. Proportional ist das Wachsthum keinem dieser beiden Agentien, wie überhaupt nach dem über den Einflusz derWärme und des Lichtes im Allgemeinen Gesagten, keine Proportionalität zu erwarten war.

Auf diese tägliche Periode der Streckung übt noch eine dritte Ursache einen nicht zuvernachlässigenden Einflusz aus: die Feuchtigkeit der Atmosphäre. Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, dasz das Längenwachsthum nach den Untersuchungen von Sorauer desto ausgiebiger ist, je gröszer der konstante Wassergehalt der Erde. Die Erklärung dieser Beobachtung fanden wir in der Abhängigkeit des Wassergehaltes der einzelnen Zellen von dem Reichthum der Erde an Feuchtigkeit; da nach unseren theoretischen Auseinandersetzungen die Ausdehnung der Zellen durch Wasseraufnahme ein wichtiger Faktor der Streckung war. Offenbar hängt nun der Wassergehalt der Zellen auch von dem Feuchtigkeitszustande der umgebenden Luft ab. Ist diese dunstgesättigt, so verdunsten die Pflanzen nicht, alles aufgenommene Wasser bleibt in den Zellen. Ist die Luft trocken, so verlieren die Pflanzenorgane durch die Verdunstung meist bedeutende Quantitäten Wasser, welche durch die Aufsaugung der Wurzeln zwar ersetzt werden, aber doch nicht rasch genug, um den Zellen der wachsenden Theile den grösztmöglichen Wassergehalt zu sichern. Je trockener also die Luft, je bedeutender die Verdunstung und der Wasserverlust, wodurch weiter eine geringere Ausdehnung der Zellen und eine weniger ausgiebige Streckung bedingt wird. Die periodischen Schwankungen des Feuchtigkeitsgrades der Atmosphäre werden also, von anderen Ursachen abgesehen, schon für sich eine Periodizität des Längenwachsthums bedingen.

Die Feststellung der Abhängigkeit der täglichen Periode des Wachsthums von den periodischen Aenderungen der Temperatur, der Beleuchtung und der Luftfeuchtigkeit ist eine für die Lehre vom

Wachsthum sehr wichtige Thatsache. Obgleich die tägliche Periode des Wachsthums zu verschiedenen Zeiten von vielen Forschern untersucht wurde, gelang es doch erst Sachs [1]) die oben besprochene Beziehung über allen Zweifel zu erheben, und die vielfach geäuszerte Meinung einer inneren Periodizität in der Pflanze definitiv zurückzuweisen.

Diesen Erfolg gewann er durch die bedeutenden Verbesserungen, welche er in der Methode, das Längenwachsthum zu messen, einführte. Ihm gelang es zuerst, genaue Messungen kleiner, nicht von der Pflanze getrennter Stengeltheile in kurzen Zeitintervallen auszuführen, indem er Instrumente benutzte, welche entweder eine äuszerst genaue Ablesung der Verlängerungen gestatteten oder selbst diese Verlängerungen vergröszerten und dadurch auch die kleinsten Längenänderungen der Beobachtung zugänglich machten. Die Benutzung kleiner Versuchsgegenstände ermöglichte dazu eine genaue Kontrolirung und willkürliche Regelung der Temperatur und des Lichtes, sowie des Feuchtigkeitszustandes der Luft und der Erde im Blumentopfe, von denen offenbar der Wassergehalt in der Pflanze selbst abhängt. Es leuchtet ein, dasz diese Beherrschung und Kontrolirung sämmtlicher mitwirkender Faktoren für die erwähnten Untersuchungen eine unumgängliche Bedingung darstellen. Dasz man beim Studium des Längenwachsthums an den zu diesem Zwecke in früheren Jahren so sehr beliebten Schafte von *Agave americana*, trotz dessen raschen Wachsthums, nicht zu einem entscheidenden Resultate gelangen konnte, erscheint jetzt als selbstverständlich, wenn man bedenkt, wie unmöglich es ist, den Gang der Temperatur und der Beleuchtung für einen so groszen Gegenstand, der dazu meist in einem gläsernen Gewächshause, also unter ansehnlichen täglichen Schwankungen dieser beiden Agentien wuchs, kennen zu lernen, geschweige denn, sie willkürlich zu reguliren!

Bei unseren bisherigen Betrachtungen haben wir immer stillschweigend vorausgesetzt, dasz die besprochenen Pflanzentheile während ihres Längenwachsthums grade blieben. Es kann dieses offenbar nur dann der Fall sein, wenn die auf den verschiedenen Seiten der Achse des Pflanzentheils befindlichen Partien sich beim Wachsthum gleich verhalten, oder wenn doch wenigstens die einander gegenüber liegenden Längstheile einander gleich bleiben. Ist

1) J. Sachs, Ueber den Einflusz der Temperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums der Internodien; Arbeiten d. Bot. Inst. in Würzb. Heft II. 1872, S. 99—192.

dieser Bedingung nicht genügt, m. a. W. erreicht auf zwei einander gegenüber liegenden Seiten das Wachsthum oder das Dehnungsstreben, oder die Dehnbarkeit einen verschiedenen Werth, so wird selbstverständlich eine Krümmung die Folge sein, bei der die am wenigsten wachsende oder sich dehnende, oder auch die am wenigsten dehnbare Seite die Innenseite (Konkavität) einnehmen musz, weil sie kleiner bleibt als die gegenüberliegende. Wenn nun auch ohne Zweifel das Wachsthum ohne Krümmungen den einfachsten Fall bildet so ist doch andererseits nicht zu läugnen, dasz dieser einfachste Fall keineswegs der allgemeinste in der Natur ist, sondern dasz viel häufiger durch das Wachsthum Krümmungen hervorgerufen werden. Ich schreite daher jetzt zu der Beleuchtung dieser Wachsthumskrümmungen.

Vor allen Dingen ist es nothwendig, diese Erscheinungen nach ihren Ursachen in gewisse Gruppen einzutheilen, damit diese einer gesonderten Behandlung unterworfen werden können. Als Merkmal dazu benutzen wir in erster Linie die Frage, ob die Ursache eine innere oder eine äuszere ist. Unter inneren Ursachen verstehe ich solche, welche dem gegebenen Pflanzentheil als solchen eigen sind, und deren Wirkung von jedem äuszeren Einflusse unabhängig sich geltend macht, so lange nur jene äuszeren Bedingungen überhaupt das Wachsthum des betreffenden Pflanzentheils ermöglichen. Die von ihnen verursachten Krümmungen lassen sich jederzeit dadurch erkennen, dasz sie ihrer Richtung nach von äuszeren, das Wachsthum beeinflussenden Umständen unabhängig wird. Die äuszeren hier zu erwähnenden Ursachen sind die Schwerkraft und das Licht; die von ihnen bedingten Krümmungen finden immer in einer Ebene statt, welche die Richtung jener Kräfte in sich aufnimmt, und da die Krümmungsebene selbstverständlich die Achse der sich biegenden Glieder aufnehmen musz, so ist sie durch diese beiden Linien völlig bestimmt.

Bei der Behandlung der inneren Ursachen sind zwei Fälle zu unterscheiden, welche mit der Symmetrie der Glieder aufs nächste zusammenhängen. Man unterscheidet nämlich die Pflanzenglieder allgemein in solche, deren Theile um eine Achse allseitig gleiche anatomische und physiologische Eigenschaften besitzen, und in solche, wo dieses nicht der Fall ist. In den letzteren läszt sich fast immer eine die Achse in sich aufnehmende Ebene denken, welche das Glied derart in zwei Theile theilt, dasz diese einander gleich gebaut sind, oder vielmehr dasz die eine Hälfte so zu sagen das Spiegelbild der anderen darstellt. Allseitig gleichmäszig gebaute

Organe nennt man regelmäszig oder genauer multilateral, zweiseitig ausgebildete heiszen symmetrisch, oder bilateral. Von der ersteren Gruppe liefern die Internodien aufrechtwachsender Sprosse für unsere Darstellung geeignete Beispiele; die Blätter brauche ich kaum als Beispiel symmetrischer Gebilde zu nennen. Doch auch Achsenorgane sind vielfach bilateral und dürfte dieses nicht nur mit vielen Hauptsprossen oder Hauptwurzeln, sondern auch mit weitaus den meisten Seitenzweigen und Seitenwurzeln der Fall sein. Nicht jedes seitliche Organ zeigt diese Eigenschaft in gleichem Masze, und es werden hierin vielleicht die horizontalen Aeste unserer Tannen von keinem anderen Beispiel übertroffen, indem ihnen die Symmetrie nicht nur in der Stellung der Blätter und der Seitenzweige ausgeprägt ist, sondern bei jeder neuen Generation seitlicher Gebilde, welche sich an dem Ast entwickeln, immer deutlicher und deutlicher hervortritt.

Diese beiden, der Form und äuszeren Ausbildung nach so sehr verschiedenen Gruppen von Pflanzengliedern unterscheiden sich in ähnlicher Weise in ihren Wachsthums-Eigenschaften. Bei regelmäszigen Organen ist das Wachsthum meist auf allen Seiten der Achse gleich stark, und entstehen also keine Krümmungen; oder wenn eine ungleichmäszige Vertheilung des Wachsthums stattfinden sollte, so ist diese eine sich fortwährend ändernde, wodurch auch die Richtung der Krümmung eine wechselnde ist. Es können dabei nach einander die verschiedenen Seiten des Sprosses die Auszenseite der Krümmung einnehmen. Symmetrische Organe zeigen gewöhnlich eine Oberseite und eine Unterseite, welche durch Farbe, Behaarung und andere Eigenschaften oft leicht von einander zu unterscheiden sind. Diese Ober- und Unterseite besitzen nun meist verschiedene Wachsthumsgesetze, denen zufolge unter gleichen äuszeren Umständen das Wachsthum der einen Seite ein rascheres ist, als das der gegenüberliegenden. Die rascher wachsende Seite wird offenbar bei der entstehenden Krümmung die Auszenseite bilden, ob dieses die Oberseite oder die Unterseite ist, hängt von verschiedenen Ursachen ab, und wohl in erster Linie von der Pflanzenart, von der Natur des Gliedes, und von dessen Alter. Die Krümmungen aber finden stets in derselben Ebene statt, in derjenigen nämlich, welche das Glied der Form nach in zwei gleiche Hälften trennt.

Ich glaube, dasz diese allgemein gehaltenen Auseinandersetzungen, welche ich bald durch Beispiele zu erläutern haben werde, die Eintheilung der am meisten verbreiteten Wachsthumskrümmungen in die vier folgenden Gruppen rechtfertigen werden:

1. Durch innere Ursachen verursachte Krümmungen symmetrischer Organe, welche abwechselnd in allen Richtungen stattfinden.
2. Durch innere Ursachen verursachte Krümmungen symmetrischer Organe, welche nur in der symmetrisch theilenden Ebene stattfinden.
3. Durch die Schwere bedingte Krümmungen, deren Ebene eine vertikale ist.
4. Durch das Licht bedingte Krümmungen, deren Ebene durch die Achse des Pflanzentheils und die Richtung des stärksten einfallenden Lichtes bestimmt wird.

Ich behaupte nicht, dasz sämmtliche Wachsthumskrümmungen sich in diese vier Abtheilungen unterordnen lassen, vielmehr sind mehrere derartige Erscheinungen bekannt, welche anderen Ursachen zugeschrieben werden müssen. Es wird aber genügen, auf diese nach der Behandlung der genannten wichtigeren Ursachen kurz hinzuweisen. In zweiter Linie musz ich hervorheben, dasz zwei oder drei der genannten Ursachen zu gleicher Zeit auf denselben Pflanzentheil einwirken können, und diesen entweder in der nämlichen, oder in entgegengesetzter, oder in ganz verschiedenen Richtungen sich zu krümmen veranlassen werden. Die Biegungen, welche man in solchen Fällen beobachtet, sind komplizirter Natur, indem sie nach Richtung und Grösze durch die resultirende Wirkung der einzelnen Kräfte bestimmt werden; auch hierauf komme ich später noch zurück. Ich unterziehe jetzt jeden der vier genanten Fälle einer ausführlicheren Besprechung.

Allseitige Krümmungen. Ein Beet gewöhnlicher Zwiebeln (*Allium*), auf dem die Blüthenschäfte noch im raschen Wachsthum begriffen sind, indem die Hüllblätter der Blüthenschirme sich noch nicht geöffnet haben, liefert eine schöne Gelegenheit, die allseitig gerichteten Wachsthumskrümmungen aufrecht wachsender Organe zu beobachten. Selten findet man die Schäfte genau gerade, meistens sind sie in der einen oder in der anderen Richtung gekrümmt, bei einigen Arten der Gattung oft so stark, dasz sie fast einen ganzen Kreis bilden, oder gar dabei ihr Köpfchen wieder nach oben richten. Betrachtet man diese Krümmungen in kurzen Zeitintervallen, z. B. Morgens und Abends, so zeigt sich, dasz sie niemals genau die nämlichen sind, sondern sich fortwährend ändern. Es leuchtet ein, dasz ein stärkeres Wachsthum der einen Seite die Ursache der Krümmung ist, und die wechselnde Richtung der Krümmung weist auf die wechselnde Lage dieses übermäszig starken Wachsthums

auf den verschiedenen Seiten des Schaftes hin. Die Erscheinung ist aber keineswegs auf die genannte Pflanzengattung beschränkt, sondern bei einiger Aufmerksamkeit gelingt es leicht, sie bei einer groszen Zahl, sowohl kultivirter als wild wachsender Arten, zu beobachten.

Einen merkwürdigen, hierher gehörigen Fall bieten die Ranken- und Schlingpflanzen. Bei ihnen hängen die Gipfel aufrecht wachsender Sprosse in einem seichten Bogen über, deren Richtung sich fortwährend und regelmäszig ändert, indem bei einigen die Spitze sich im Kreise nach links, bei anderen nach rechts bewegt. Die Bedeutung dieser kreisenden Bewegung ist eine verschiedene, je nachdem die betrachtete Art eine echte Schlingpflanze oder eine Rankenpflanze ist. Andere kletternde Pflanzen, welche sich wie das Klebkraut (*Galium Aparine*) mittelst feiner Haken, oder wie Epheu mittelst Haftwurzeln an ihre Stützen befestigen, sind aber von dieser Betrachtung gänzlich ausgeschlossen, indem ihnen die erwähnte kreisende Bewegung fehlt. Betrachten wir zunächst eine Schlingpflanze, z. B. den Hopfen. Ihre langen, dünnen Stengel sind offenbar viel zu schlaff, um ihr eigenes Gewicht und das ihrer Blätter aufrecht zu tragen. Dennoch müssen die Blätter an's Licht ausgebreitet werden, um unter dessen Einflusz durch Assimilation die zum Wachsthum der Pflanze nöthigen organischen Substanzen bilden zu können. Unter Sträuchern und in Gebüschen erwachsend schlingt sich nun der Hopfen um die Stämme, und klettert dadurch an diesen empor, bis er seine obersten Blätter über seine Stützen hinaus in die Luft bringen kann. Sehen wir jetzt genauer zu, wie die junge, eben aus dem Boden hervorgetretene Hopfenpflanze eine Stütze erreicht und dann ihre Spirale um diese schlingt. Sobald sie eine gewisse Länge erreicht hat, biegt sich ihr Gipfel über und fängt die kreisende Bewegung an. Befindet sich innerhalb des von der Endknospe beschriebenen Kreises keine Stütze, so dauert die Bewegung fort, dabei wächst der Sprosz in die Länge und wird der Kreis also fortwährend gröszer, bis endlich einmal die Endknospe gegen eine Stütze stöszt. Es sieht aus, als suche die Pflanze eine Stütze, und als strecke sie sich nach jedem vergeblichen Umgange etwas weiter, um auch im weiteren Umkreise ihr Suchen fortsetzen zu können. Die endlich aufgefundene Stütze steht nun, wie man leicht einsieht, im Wege der kreisenden Bewegung und macht diese also aufhören, dabei drückt sich aber der Sprosz der Stütze fester an. Nur die freie, jenseits der Stütze hervorragende Spitze kann ihre kreisende Bewegung fortsetzen; die früher vertikale

Achse der Bewegung ist jetzt aber in eine schiefe oder annähernd horizontale übergegangen; diese Ursache und einige andere Umstände machen die kreisende Bewegung zu einer schlingenden, durch welche der Stengel den erwähnten Gegenstand umfaszt und falls deren Form sich dazu eignet, um ihn in einer Schraubenlinie emporklettert. Erreicht der Stengel die Spitze einer Stütze, so biegt sich der Sposzgipfel von Neuem über, und die kreisende Bewegung fängt wieder an, wie sie oben beschrieben wurde, anscheinend mit dem Zwecke, eine neue Stütze aufzusuchen.[1]) Während die Schraubenlinie des Hopfenstengels eine rechtsläufige ist, ist diejenige der Bohnenpflanzen und vieler anderen Schlingpflanzen eine linksläufige. Ganz andere Zwecke suchen die Rankenpflanzen durch die kreisende Bewegung ihres Sproszgipfels zu erreichen. Ein schönes Beispiel liefern die Erbsen. Auch ihre Stengel sind zu schwach, um sich aufrecht zu halten, auch sie können nur mittelst Stützen ihre Blätter am Lichte ausbreiten. Ihr Stengel ist es aber nicht, welcher diese Stützen umfaszt, sondern sie besitzen zu diesem Zwecke eigene Organe, welche lange dünne Fäden an den Enden der gefiederten Blätter darstellen. Diese Fäden sind die Ranken, in ihnen wohnt die merkwürdige Eigenschaft, durch Berührung mit einer Stütze zu einem äuszerst starken einseitigen Wachsthum gereizt zu werden. Sobald nämlich die Unterseite einer noch im Längenwachsthum begriffenen Ranke mit einem festen Körper in Berührung kommt, fängt die Oberseite der berührten Querscheibe an, sich rasch und bedeutend zu strecken, wodurch eine Krümmung entsteht, welche, wie leicht einzusehen, die Stütze umfassen wird. Die Krümmung ist so stark, dasz die Ranke sich allseitig eng an die Stütze anschlieszt. Mit dieser einen Windung hört die Erscheinung aber nicht auf, sondern ihr folgen weitere, wodurch die Befestigung eine kräftigere wird. Während der Bildung dieser Windungen, zu denen derjenige Theil der Ranke verwendet wird, welcher zwischen der Berührungsstelle und der Spitze der Ranke liegt, treten auch in dem unteren Theile der Ranke Krümmungen auf. Dadurch nimmt dieser Theil eine Korkzieherform an; ihre Windungen sind aber nicht sämmtlich gleich gerichtet, sondern wechseln an einer oder mehreren Stellen ihre Richtung ab. Es leuchtet ein, dasz bei dieser Einkrümmung die Entfernung zwischen dem untersten Theil der Ranke, d. h. der Stelle, wo die Ranke an dem Stengel befestigt ist, und dem

1) Ausführlicheres findet man S. 224—252.

Berührungspunkte der Ranke mit der Stütze bedeutend kleiner geworden ist. Ist dabei die Stütze hinreichend fest und unbeweglich, so wird der Stengel zu ihr gezogen werden. Da nun die meisten Ranken schief aufwärts gerichtet sind, so wird durch diese Einrichtung der schlaffe Stengel im Allgemeinen emporgehoben werden, was für das Leben der Pflanze von offenbarem Nutzen ist.

Das Gesagte möge aber hinreichen, die Aufgabe der Ranken im Leben der Pflanzen zu beleuchten; ich kehre zu den rankentragenden Sprossen selbst zurück, deren kreisende Bewegung den eigentlichen Gegenstand unserer Betrachtung bildet. Diese Bewegung ist derjenigen der Schlingpflanzen anscheinend durchaus ähnlich, doch fehlt den Rankenpflanzen die Fähigkeit, ihren Stengel selbst um eine Stütze zu winden. Ihnen dient die Bewegung zum Aufsuchen geeigneter Stützen für ihre Ranken. Und damit diese möglichst sicher aufgefunden werden, machen auch die Ranken selbst eine ähnliche kreisende Bewegung. Wächst nun unsere Rankenpflanze zwischen Sträuchern, so werden die erwähnten Bewegungen bald dahin führen, dasz die Unterseite einer Ranke mit einem Zweige in Berührung kommt und diese umschlingen kann. Dann zieht die Ranke, wie ich soeben beschrieben habe, den Stengel aufwärts, und eine jüngere, höher gelegene Ranke erreicht bald einen höheren Zweig. Auch sie umfaszt die gefundene Stütze, zieht den Stengel so weit möglich aufwärts, und so geht es weiter, bis die oberen Zweige der Sträucher erreicht sind und die Rankenpflanze jetzt völliges Licht für ihre Blätter erhält.

Die beschriebenen Krümmungen der Ranken um ihre Stützen gehören aber eigentlich schon zu dem nächstfolgenden Abschnitte, da die Ranken bilaterale Organe sind, und die Erscheinung auf ungleichem Wachsthum ihrer Ober- und Unterseite beruht. Wir schreiten also jetzt zu der Betrachtung dieser Wachsthumskrümmungen.

Bilaterale Krümmungen. Das ungleich starke Wachsthum der Ober- und Unterseite symmetrischer Pflanzenorgane ist eine äuszerst allgemeine Erscheinung. In erster Linie zeigt es sich in den Laubblättern. In der Knospe sind diese zusammengeneigt, wobei sie mit der Spitze über das Ende des Sprosses hinübergebogen sind. Beim Verlassen des Knospenzustandes strecken sie sich gerade oder biegen sich nach rückwärts, was wenigstens im unteren Theile des Blattstieles, oder wo dieser fehlt, der Spreite, fast ausnahmslose Regel sein dürfte, da ja hierdurch die vom Stengel abstehende Lage des erwachsenen Blattes erreicht werden musz. Während nun die Krümmung der Knospenlage durch ein stärkeres Wachsthum der

Hinterseite des Blattes verursacht wurde, so ist umgekehrt eine geförderte Streckung der Vorderseite die Ursache des Ueberganges aus der genannten Stellung in diejenige, welche dem erwachsenen Zustande eigenthümlich ist. Diese einfachen Vorgänge lassen sich bei einer groszen Zahl von Pflanzen leicht wahrnehmen. Mehrere Arten zeigen aber komplizirtere Krümmungen und Bewegungen der sich entwickelnden Blätter. Viele Blätter krümmen sich beim Verlassen der Knospenlage erst sehr stark rückwärts, um sich später wieder zu strecken. Manche Blätter rollen sich in der Knospenlage durch übertrieben starke Streckung entweder der Vorderseite oder der Hinterseite spiralig ein, oder die beiden Hälften ihrer Spreite bilden solche Spiralen, oder die Blätter oder Blattstiele falten sich der Länge oder der Breite nach, oder sie nehmen irgend eine andere von der geraden abweichenden Lage an. Alle diese Fälle hier zu beleuchten wäre unnütz; es reicht hin, darauf hinzuweisen, dasz ein stärkeres Wachsthum der Auszenseite des gekrümmten Theiles jederzeit die Ursache der Erscheinung ist. Die nämliche Ursache lassen auch die Bewegungen der Blumenblätter erkennen, welche zum Erreichen und zum Verlassen ihrer Stellung in der Knospe dienen. Auch die Staubfäden und Griffel machen solche Krümmungen, welche, obgleich im Allgemeinen alle durch die verschiedene Stärke des Wachsthums auf Innenseite und Auszenseite (in Bezug auf die Mitte der Blüthe) verursacht, in ihrer äuszeren Erscheinung doch so mannigfach sind und dabei so fein für bestimmte Zwecke berechnet erscheinen, dasz ihr Studium einen wichtigen Theil der Wissenschaft von dem Leben der Pflanzen ausmacht. Ohne hier ausführlich auf die Beschreibung dieser Bewegungen eingehen zu können, will ich blosz erwähnen, dasz sie fast sämmtlich der Bestäubung der Blüthen durch Insekten dienen. Ihre nächste Aufgabe ist immer, die den Blüthenstaub enthaltenden Staubbeutel und die zur Aufnahme dieses Blüthenstaubes bestimmten Narben jedesmal in solche Lagen zu bringen, dasz die Insekten, welche die Blüthen benutzen, um den Honig zu sammeln, mit beiden Organen in Berührung kommen und dadurch von den geöffneten Staubbeuteln den Staub mitnehmen, und diesen mit der klebrigen Narbe in Berührung bringen, wo er dann haften bleibt. Pelargonien und Geranien, Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*), viele doldentragenden Gewächse, die Passionsblume (*Passiflora*) und viele andere Pflanzenarte geben ausgezeichnete Beispiele dieser merkwürdigen und einer genauen Betrachtung so überaus werthen Erscheinung

Wirkung der Schwere. Die Wirkung der Schwere auf sich strecken-

de Pflanzentheile ist eine zweifache. Die aufrechten Stengel richten sich unter ihrem Einflusse aufwärts, die Hauptwurzeln aber abwärts. Betrachten wir zunächst die sich durch die genannte Ursache aufwärts richtenden Organe.

Wird ein gerader aufwärts wachsender Sprosz durch irgend eine Ursache aus seiner senkrechten Stellung in eine horizontale oder schiefe Lage gebracht und in seinem ausgewachsenen Theile festgehalten, so wächst er nicht in der ihm aufgezwungenen Richtung weiter, sondern sucht seine ursprüngliche Richtung wieder anzunehmen. Dem nicht mehr wachsenden Theile fehlt die Möglichkeit dazu, er bleibt in der unnatürlichen Lage. Der sich streckende Theil aber fängt bald an sich zu krümmen, indem das Wachsthum der unteren Seite das der oberen überwiegt; die Endknospe wird dadurch aufgerichtet. Anfangs erstreckt sich die Krümmung über den ganzen noch wachsenden Theil, und zwar je nach dem Wachsthumszustande der verschiedenen Strecken mit verschiedener Energie. Durch diese Biegung wird der jüngste Theil bald in eine mehr aufgerichtete Lage gebracht; diese ist aber für die Einwirkung der Schwere eine ungünstigere, da deren Einflusz desto stärker ist, je mehr sich die Richtung des Pflanzentheils einer horizontalen Lage nähert. Während also in den älteren Abschnitten der wachsenden Strecke die Krümmung kräftig zunimmt, läszt sie in den jüngeren allmählig nach. Die Stelle der stärksten Biegung musz dabei immer mehr nach hinten rücken, da die vorderen Theile immer mehr aufgerichtet werden. Nicht selten ist die Gesammtbiegung eine so ansehnliche, dasz die Spitze des Sprosses über die vertikale Lage hinaus bewegt wird und also wieder in eine schiefe geräth. Ist dieses der Fall, so fängt die Wirkung der Schwere auf sie weder an, strebt aber jetzt sie zurückzubewegen. Es kann der Sprosz dadurch einer S-förmigen Figur nachahmen. Von allen diesen Biegungen wird aber das schlieszliche Resultat sein dasz nur die älteste noch wachsende Strecke gekrümmt bleibt, während der ganze jüngere Theil, welcher durch diese Krümmung senkrecht gestellt wurde, sich gerade streckt und jetzt in senkrechter Lage weiter wächst. Jede Abweichung von dieser Lage ruft die Wirkung der Schwere wieder in's Leben und wird durch sie möchlicht rasch ausgeglichen. Daraus folgt aber weiter, dasz man die senkrechte Richtung, welche den Hauptstengeln so vieler Pflanzen eigen ist, als durch die Schwere bedingt betrachten musz, indem diese jede dauernde Abweichung im wachsenden Theile unter normalen Umständen zu einer Unmöglichkeit macht.

Bei dieser kurzen Beschreibung der Hauptmomente der betrach-

teten Erscheinung haben wir zwei Sachen ohne Weiteres angenommen, welche jetzt unsere Aufgabe sein wird, zu beweisen. Es sind die Behauptungen, dasz die erwähnte Aufwärtskrümmung eine Wachsthumserscheinung, und dasz sie eine Folge der Einwirkung der Schwere sei. Die erste Behauptung wurde von Sachs durch direkte Messungen bewiesen. Er masz abgeschnittene Stengelstücke vor der Biegung und stellte sie während einiger Zeit horizontal. Nachdem die Krümmung hinreichend stark geworden war, masz er sie wieder und trennte sie der Länge nach in solche Theile, dasz einerseits die Länge der Oberhaut und der Holzschicht der Oberseite, anderseits die Länge der entsprechenden Gewebetheile der Unterseite, und drittens die Länge des isolirten Markes bestimmt werden konnten. Diese Zahlen, mit einander verglichen, zeigten nun, dasz die Gewebepartien der Unterseite eine gröszere Streckung erfahren hatten, als die entsprechenden Theile der Oberseite, dasz aber auch diese während des Versuchs gewachsen waren.

Dasz die Schwere die Ursache der Erscheinung ist, folgt daraus, dasz die Richtung der erwähnten Pflanzentheile in allen Gegenden der Erde, sowohl im Flachlande wie auf den Bergen, mit der Richtung der Lothlinie zusammenfällt. Nur ist noch der Beweis zu liefern, dasz das Licht, welches auch in dieser Richtung wirkt, die bestimmende Ursache nicht ist. Dieses ergiebt sich aber daraus, dasz auch in völliger Dunkelheit die Stengel ihre Richtung innehalten, und diese, wenn sie künstlich daraus gebogen werden, durch die nämlichen Krümmungen wie im Licht wieder zu erreichen suchen. Dieses Resultat schlieszt nun zwar nicht aus, dasz auch dem Lichte ein richtender Einflusz zukomme; es beweist aber, dasz auch ohne dessen Mitwirkung die Erscheinungen auftreten können. Faktisch besitzt auch das Licht eine richtende Wirkung, über welche ich weiter unten zu berichten haben werde. Da es nun auszer dem Lichte und der Schwere keine in dieser Richtung wirkende und hier in Betracht kommende Kraft giebt, so leuchtet ein, dasz die Schwere die Ursache der Erscheinung ist. Einen anderen Beweis kann man aber dadurch beibringen, dasz man untersucht, wie sich Pflanzen verhalten, welche der einseitigen Wirkung der Schwere entzogen sind. Läszt man ein Rad um eine horizontale Achse langsam und gleichmäszig drehen, nachdem man an seinem Umfange Keimpflänzchen in geeigneter, für ihr Wachsthum günstiger Weise befestigt hat, so wird auf diese die Schwere in jedem Augenblick von einer anderen Seite einwirken, und also eine richtende Wirkung auf sie nicht ausüben können. Die Stengelchen solcher Weise behandelter

Pflanzen wachsen nun, wie zu erwarten, in der ihnen künstlich gegebenen Richtung weiter, was am schönsten hervortritt, wenn man den verschiedenen Exemplaren verschiedene Lagen gegen die Radien der Scheibe künstlich gegeben hat. Selbstverständlich musz bei einem solchen Versuche die richtende Wirkung des Lichtes ausgeschlossen sein und dürfen nur regelmäszige Pflanzentheile benutzt werden, weil bei symmetrischen die aus inneren Ursachen entstehenden Krümmungen den Erfolg weniger deutlich machen würden.

Die Getreidearten und Gräser haben eine etwa andere Art, sich unter dem Einflusse der Schwere aufzurichten, wie an lagerndem Getreide leicht zu beobachten ist. Bei ihnen ist die Fähigkeit, sich durch diese Ursache zu krümmen, nicht gleichmäszig über den Sprosz vertheilt, sondern auf die Anschwellungen an den Knoten vertheilt. Dem entsprechend biegen horizontal gelegte Halme dieser Pflanze sich an den genannten Stellen in scharfen Winkeln, und ist dadurch der Unterschied in der Streckung der beiden Seiten eines solchen Knotens ein so beträchtlicher, dasz er ohne Weiteres sich dem Auge zeigt. Lange nachdem die über ihnen liegenden Stengeltheile zu wachsen aufgehört haben, behalten die Knoten die Fähigkeit, unter dem Einflusz der Schwere ein kräftiges Wachsthum anzufangen. Reicht zur Aufrichtung des Stengels die Wachsthumsfähigkeit einer Anschwellung nicht aus, so betheiligen sich zwei oder mehrere daran, und es erscheint später der aufgerichtete Halm in seinem unteren Theile an zwei oder mehreren Stellen knieförmig gebogen. Aehnlich verhalten sich die Knoten mancher doldentragenden Gewächse, wie z. B. die des Fenchels.

Die Richtung der Wurzeln wird in genau umgekehrter Weise wie die der Stengel von der Schwere beeinfluszt. Diese wachsen aufwärts, jene abwärts. Wie bei den Stengeln jede Abweichung von der Vertikale sofort durch die Wirkung der Schwere aufgehoben wird, so auch bei den Wurzeln. Dieser Satz gilt aber nur für die Hauptwurzeln und für diese nur insofern sie nicht symmetrisch, sondern allseitig mit gleichen Eigenschaften ausgestattet sind. Im ersteren Falle gesellt sich nämlich zu der Wirkung der Schwere das ungleiche Wachsthum der Vorder- und Hinterseite, welches wir früher als durch innere Ursache bedingt kennen gelernt haben. Das nämliche gilt von den meisten Seitenwurzeln, da diese durchweg den symmetrischen Organen zugerechnet werden müssen. Versuche mit solchen Wurzeln dürfen also nur unter gewissen Bedingungen zum Studium des Einflusses der Schwere auf das Wurzelwachsthum benutzt werden. Es

musz dabei nämlich jede Möglichkeit einer Verwechselung der verschiedenartigen Krümmungen ausgeschlossen sein. Wie dieses zu erreichen sei, lehrt die Thatsache, dasz von inneren Ursachen an seitlichen Organen nur Krümmungen in einer Ebene in's Leben gerufen werden, und zwar entweder nach vorne oder nach hinten; seitliche Krümmungen entstehen aber nachgewiesenermaszen durch diese Ursachen nicht. Stellt man die Wurzeln also so, dasz die besprochene Ebene horizontal liegt, so werden durch innere Wachsthumsursachen nur horizontale Krümmungen verursacht werden können, während die in einer vertikalen Ebene stattfindenden der Schwere zugeschrieben werden dürfen. Die Berücksichtigung dieser Umstände ist deshalb besonders wichtig, weil gerade diejenigen Wurzeln, welche für Untersuchungen über das Wurzelwachsthum am meisten geeignet sind, symmetrische Hauptwurzeln sind. Es sind z. B. die Keimwurzeln groszsamiger Hülsenpflanzen, wie die Erbsen, Bohnen, Saubohnen u. s. w. Bei der folgenden Darstellung werden nur die Resultate derjenigen Versuche benutzt werden können, bei denen der genannten Bedingung genügt ist, eine nothwendige Beschränkung, welche aber leider die Berücksichtigung der meisten Arbeiten auch der letzten Zeit, bis auf die unten zitirte Abhandlung von Sachs, ausschlieszt. [1])

Auf den vorhergehenden Seiten habe ich die Wurzeln nur selten und nur in untergeordneter Weise erwähnt, indem ich meine Beispiele meist den oberirdischen Theilen entlehnte. Ich will deshalb diese Gelegenheit benutzen, das Wachsthum der Wurzeln, das in einigen wesentlichen Punkten von dem der Stengel abweicht, näher zu beleuchten. Es wird sich hieran die Beschreibung der Wirkung der Schwere auf diese Organe auch leichter als ohne eine solche Einleitung anschlieszen lassen.

Um das Wachsthum einer Wurzel kennen zu lernen, thut man am besten, einen Samen, z. B. eine Saubohne, während 24 Stunden in Wasser liegen zu lassen. Bei günstiger Temperatur saugt sich der Same ganz voll Wasser, und wenn man ihn dann in feuchter Luft aufbewahrt, so bricht bald das Würzelchen aus der Samenschale hervor. Jetzt befestigt man den Samen in kurzer Entfernung oberhalb einer Wasserfläche, während man durch eine übergestülpte Glasglocke dafür sorgt, dasz die umgebende Luft feucht bleibt. Die Stellung musz eine solche sein, dasz das Würzelchen gerade abwärts gerichtet ist, da es sonst erst

---

1) Sachs: Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg. Heft III. 1873. S. 385.

durch Biegungen diese Lage erreichen musz. Die Wurzel wächst nun bald ins Wasser hinab, dessen sie für ihre weitere Entwickelung unbedingt bedarf. Die auszerhalb des Wassers befindlichen Samenlappen finden in der Luft den zu ihrer kräftigen Athmung nothwendigen Sauerstoff; hätte man auch sie untergetaucht, so wäre der Zutritt des Sauerstoffs zu ihnen bedeutend erschwert worden, wodurch ihre Athmung gehemmt, und somit die Auflösung der in ihnen enthaltenen Nährstoffe beträchtlich verlangsamt worden sein würde. Dieses würde selbstverständlich eine Schwächung des Wachsthums der Wurzel zur Folge haben.

Ueber den anatomischen Bau der Wurzel und die daraus abzuleitenden Hauptmomente ihres Wachsthums belehrt uns die mikroskopische Untersuchung. Diese zeigt, dasz die Spitze der Wurzel durch eine Kappe oder Haube gebildet wird, welche den Heerd der Zellenneubildungen, den sogenannten Vegetationspunkt, allseitig umgiebt. Die Haube wird durch Theilungen bestimmter Zellengruppen vom Vegetationspunkte fortwährend neu gebildet, während ihre ältesten oberflächlichen Theile absterben. Sie rechnet also beim Längenwachsthum der Wurzel nicht mit. Im Vegetationspunkte selbst bilden sich die sämmtlichen anatomischen Theile der einfach gebauten Wurzel, aber die Zellen sind noch sehr klein, und müssen sich, aus ihm herausgetreten, bedeutend strecken. Wir unterscheiden also auch hier die drei beim Stengel gewählten Abschnitte: das Stadium der Neubildung, das der Streckung und den ausgewachsenen Zustand. Auch hier soll nur die zweite Abtheilung Gegenstand unserer Darlegungen sein, sie läszt sich aber von der ersten makroskopisch nicht scharf trennen, und man benutzt deshalb die Spitze des Vegetationspunktes der Bequemlichkeit halber als Ausgangspunkt der Messungen.

Im Anfange dieses Aufsatzes wurde dargethan, dasz zur genaueren Kenntnisz des Vorganges des Längenwachsthums das Studium der Partialzuwachse den ersten Schritt darstelle. Wir machen also zunächst den entsprechenden Versuch mit unserer, in der oben beschriebenen Weise kräftig wachsenden Keimwurzel einer Saubohne, und tragen dazu auf diese feine Querstriche mit Tusch auf, deren Entfernung jedesmal genau 1 Mm. beträgt. Auf die vorsichtig an ihrer Oberfläche getrocknete Wurzel haftet der Tusch, wenn man die Striche während einiger Minuten trocknen läszt, auch unter Wasser durch mehrere Tage. Es ist darauf zu achten, dasz man die erste Marke in der Höhe der Spitze des Vegetationspunktes aufträgt; man sieht diese Spitze durch die Haube durchschimmern, und schlieszt

dadurch die Haube von der Untersuchung aus. Solche Versuche lehren nun zunächst die auffallende Thatsache, dasz die wachsende Region der Wurzel, im Vergleich zu der der Stengel eine äuszerst kurze ist. Bei der Saubohne hat sie ungefähr eine Länge von 1 Cm., bei anderen Arten ist sie noch kürzer. In dieser Region ist nun die Streckung keineswegs gleichmäszig vertheilt, sondern sie nimmt von der Spitze aus erst zu, um bald wieder abzunehmen. Beispielsweise sie hier eine Messung angeführt, welche ich der oben erwähnten Arbeit von Sachs entlehne. Die Keimwurzel einer Saubohne wurde vom Vegetationspunkt aus in 10 Querzonen von je 1 Mm. Länge getheilt; nach 15 stündigem Wachsen bei etwa 20° C. ergaben sich folgende in Mm. ausgedrückte Verlängerungen der einzelnen Querzonen, welche von der Spitze aus mit den Nummern 1, 2 u. s. w. bezeichnet sind:

Querzonen:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Zuwachse:	0.8	1.2	2.0	2.5	2.0	1.4	0.6	0.3	0.2	0.0	Mm.

Das Maximum der Partialzuwachse lag also hier in einer Entfernung von etwa 3.5 Mm. von der Spitze der Wurzel. Die hierdurch bewiesene grosze Periode des Wachsthums ist von Sachs auch nach der zweiten, beim Stengelwachsthum besprochenen Methode bewiesen, indem er die successiven Zuwachse der nämlichen Querscheibe während einiger Tage untersuchte. Auf eine ausführliche Erörterung dieser Versuche musz ich aber des Raumes wegen verzichten.

Zu demselben allgemeinen Resultate führten die Untersuchungen mit in Erde oder mit in feuchter Luft wachsenden Wurzeln, doch ist bei letzteren die Schwierigkeit einer hinreichenden Wasserzufuhr oft die Ursache von mehr oder weniger erheblichen Unregelmäszigkeiten. Für das Wachsthum der Wurzeln in der Erde ist aus dem hervorgehenden noch eine wichtige Thatsache zu folgern. Diese ergiebt sich, wenn man die Wurzelspitze selbst während des Wachsthums betrachtet. Sie ist von den ausgewachsenen, also für gewöhnlich unbeweglichen Theilen durch die sich streckenden Region getrennt. Durch die Verlängerung der letzteren wird sie also immer weiter von den älteren Theilen entfernt werden, mit anderen Worten, sie wird durch jene abwärts geschoben werden. Dadurch wird die Spitze der Wurzel mit ansehnlicher Kraft zwischen die Erdtheilchen vorwärts getrieben und schiebt sich wie ein Keil zwischen diese; die Kraft, womit sie bewegt wird, reicht hin, die Erdtheilchen auseinander zu drängen, und das Eindringen der Wurzeln in einen festen thonigen Boden beweist, dasz diese Kraft jedenfalls eine sehr bedeutende ist.

Das Auflockern des Bodens vor dem Aussäen dient also dazu, den jungen Wurzeln das Eindringen in die Erde bequemer zu machen, und dadurch ihr erstes, für die Entwickelung der Pflanzen so wichtiges Wachsthum zu befördern. Bekanntlich hat es aber einen zweiten, wichtigeren Zweck: die Erleichterung des Zutrittes des Sauerstoffs zu den Wurzeln; ohne Sauerstoff ist ja keine Athmung, also auch kein Wachsthum oder sonstige Lebensthätigkeit möglich.

Von der Temperatur werden die Wurzeln in gleicher Weise beeinfluszt, wie die Stengel, die Kenntnisz der Einwirkung des Lichtes auf sie ist von geringem Interesse, da sie ja in normalem Zustande immer der Beleuchtung entzogen sind. Auch sind in dieser Richtung, mit einigen später zu erwähnenden Ausnahmen, keine wichtigen wissenschaftlichen Resultate erzielt worden.

Nach dieser ausführlichen Darstellung der Hauptmomente des Wurzelwachsthums brauche ich die Einwirkung der Schwere und die dabei einzuschlagende Richtung nur mit wenigen Worten zu beleuchten. Sie stimmt nämlich in allen Punkten mit der nämlichen Erscheinung bei den Stengeln überein, nur dasz die Richtung hier genau die umgekehrte ist. Bei einer horizontal gelegten Wurzel fängt zunächst die ganze kleine sich streckende Region an, sich abwärts zu krümmen; dadurch nähert sich die Spitze immer mehr einer vertikalen Lage, und in dem Masze nimmt auch der Einflusz der Schwere auf die schief gestellten Theile allmählig ab, bis endlich in einiger Entfernung von der Spitze eine scharfe Biegung entstanden ist, durch welche die jüngeren Theile gerade abwärts gerichtet worden sind. Bei so scharfen Biegungen ist es leicht, sich von der ansehnlichen Steigerung des Längenwachsthums auf der oberen, konvexen Seite zu überzeugen, was sowohl makrokopisch als unter dem Mikroskope durch Messung der Länge der einzelnen Zellen ausgeführt werden kann. Auf der unteren Seite findet während der Krümmung nur ein sehr geringes Wachsthum statt.

Die auffallende Thatsache, dasz unter dem Einflusz der nämlichen Kraft, der Schwere, die Stengel sich aufwärts, die Wurzeln aber abwärts krümmen, verdient noch einen Augenblick unsere Aufmerksamkeit. Eine Erklärung nach gewöhnlichen physikalischen Gesetzen zu liefern, scheint unmöglich. Doch musz man bedenken, dasz die Eigenschaften der Zellen des Stengels und der Wurzel verschiedene sind, wenn es auch anatomisch nicht entfernt gelingt, hinreichende Unterschiede für eine Erklärung aufzufinden. Die durch Ererbung erworbenen Eigenschaften der Zelle, welche im inneren Bau des Protoplasma

begründet sind, und sich einer direkten Untersuchung gegenwärtig noch völlig entziehen, können ja in verschiedenen Zellen ganz verschiedene Beziehungen zu der nämlichen äuszeren Kraft haben, und dadurch in verschiedener Weise das Wachsthum der Zellhäute beeinflussen. Einen ähnlichen Gegensatz werden wir auch bei der Betrachtung der Einwirkung des Lichtes kennen lernen.

Richtende Wirkung des Lichtes. Wir kommen jetzt zur Behandlung der richtenden Wirkung des Lichtes auf im Längenwachsthum begriffene Pflanzentheile. Auch hier müssen wir je nach den Arten und Organen zwei einander gerade entgegengesetzte Effekte unterscheiden: in den meisten Fällen krümmen sich die Pflanzenglieder nach der Seite des stärksten sie treffenden Lichtes, in einer geringeren, jedoch nicht unwichtigen Anzahl biegen sich die betreffenden Glieder vom Lichte weg.

Die dem Lichte zugewendete Krümmung wachsender Pflanzentheile ist eine so allgemein bekannte Erscheinung, dasz sie kaum einer weiteren Beleuchtung bedarf. Jede hinter einem Fenster wachsende, oder jede im Freien einseitig stärker beleuchtete Pflanze kann als Beispiel benutzt werden. Immer richten sich ihre Stengel in der Richtung des stärksten einfallenden Lichtes. Ausgewachsene Theile sind einer solchen Bewegung unfähig; die Krümmung selbst ist immer von einer Verlängerung des Gliedes begleitet, welche auf der hinteren, weniger beleuchteten Seite eine gröszere ist, als auf der vorderen. Sie ist also eine Wachsthums-Erscheinung. Ihre hauptsächlichste, vielleicht einzige Ursache läszt sich leicht aus dem früher über den Einflusz des Lichtes Gesagten ableiten. Wir sahen nämlich, dasz das Licht die Streckung grüner Pflanzentheile im Allgemeinen beeinträchtigt, während die Dunkelheit diese fördert. Es musz dabei auf der besser beleuchteten Seite ein geringeres Längenwachsthum stattfinden, als auf der gegenüber liegenden, was selbstverständlich eine Krümmung nach der Lichtquelle zur Folge haben wird. Die Krümmung richtet den jüngsten Theil in eine dem einfallenden Lichte parallele Richtung; dadurch hört die krümmende Ursache auf zu wirken, und der jetzt allseitig gleichmäszig beleuchtete Sproszgipfel bleibt während seines weiteren Wachsthums in der namhaft gemachten schiefen Richtung gerade.

Von der Lichtquelle abgewendete Krümmungen werden vollzogen von den älteren fast ausgewachsenen Internodien der kletternden Epheusprosse, von den Ranken der Weinrebe und des wilden Weines (*Ampelopsis hederacea*), und von manchen Wurzeln, z. B.

den Luftwurzeln mancher tropischen Aroideen und Orchideen und den Keimwurzeln des Rapses (*Brassica Napus*) und des weiszen Senfes (*Sinapis alba*). Abschlieszende Untersuchungen über diese Erscheinung liegen bis jetzt aber nicht vor.

Andere richtende Ursachen. Als ich die hauptsächlichsten durch das ungleichseitige Wachsthum verursachten Krümmungen in die vier, jetzt ausführlich beleuchteten Gruppen eintheilte, machte ich sogleich darauf aufmerksam, dasz nicht sämmtliche, aber nur die wichtigsten einschlägigen Erscheinungen sich in diese Abtheilungen unterordnen lassen. Ich will also jetzt einige der übrigen Ursachen namhaft machen, welche wachsende Pflanzentheile zu Biegungen veranlassen können. Künstliche Biegungen, welche einem sich streckenden Pflanzentheil mechanisch aufgenöthigt werden, fördern das Längenwachsthum der konvexen, gezerrten Längshälfte, während sie die Streckung der konkaven, zusammengedrückten Seite verringern. Dadurch wird die aufgezwungene vorübergehende Krümmung ganz oder zum Theil zu einer bleibenden. In der Natur wirkt nun, wie ich zeigte, [1]) die Last der an horizontal oder schief gerichteten Gliedern befestigten End- und Seitenorgane als eine solche mechanisch krümmende und dadurch das Wachsthum beeinflussende Ursache. Die dünnen Blattstiele werden durch das Gewicht ihrer Spreiten, die horizontalen Zweige durch ihre Blätter abwärts gebogen. Dasz dem so ist, kann man in manchen Fällen leicht beobachten. Wenn man nämlich die Spreiten, resp. die Blätter entfernt, so heben sich die entlasteten Theile augenblicklich. Sind sie durch die Entfernung der genannten Glieder in ihrem Wachsthum nicht beeinträchtigt, so krümmen sie sich nach der ersten plötzlichen Hebung einige Zeit hindurch langsam weiter aufwärts, indem durch die Entfernung der Last das Wachsthum der Unterseite gefördert, das der Oberseite aber vermindert worden ist. Ein sehr schönes Beispiel zu dem namhaft gemachten Satze liefern viele überhängende Blüthen und Blüthenknospen, [2]) z. B. die des Mohns. Diese verdanken ihre Lage nur ihrem Gewichte, durch dessen Einflusz der biegsame Blüthenstiel abwärts gebogen ist. Schneidet man die Knospen unter solchen Bedingungen ab, dasz das Wachsthum des Stieles dadurch nicht sistirt wird, so streckt sich der von der Last befreite Stiel allmählig gerade: er richtet sich unter der Einwirkung der Schwere aufwärts, und gleicht so die durch die

1) Siehe oben S. 181 u S. 192.
2) Siehe S. 142—143.

Belastung entstandene Wachsthumskrümmung wieder aus. Auch kurze Zeit vor dem Aufblühen, bei einigen Arten auch nach dem Abblühen, z. B. beim Nelkenwurz (*Geum*), erstarkt der Stiel, dessen Längenwachsthum sich seinem Ende nähert und wird dadurch hinreichend kräftig, die Last der Blüthe aufrecht zu tragen. Gewelkte Theile hängen schlaff herab; die ihnen dadurch aufgenöthigte Krümmung kann, wenn sie lange genug dauert, durch Wachsthum zu einer bleibenden werden. So bei Stengeln, Blattstielen und auch bei Wurzeln. Einseitig welkende, oder gewelkte und nachher einseitig benetzte Wurzeln krümmen sich mit der wasserärmsten, daher kürzesten Seite konkav; auch diese Krümmungen welche an und für sich durch allseitiges Benetzen oder allseitiges Welken rückgängig gemacht werden könnten, können bei hinreichender Dauer durch Wachstum dauernd werden. [1]) Eine zweite Ursache bildet ein geringer seitlicher Druck, welcher in einigen Organen Wachsthumskrümmungen verursacht; die bis jetzt bekannten hierher gehörigen Fälle stellen die Ranken und Wurzeln dar. Dasz die bekannten Krümmungen der Ranken um ihre Stützen Wachsthumserscheinungen sind, wurde durch direkte Messungen von mir [2]) bewiesen; ich beobachtete dabei eine Verminderung der Streckung der berührten Seite, aber eine sehr bedeutende Förderung des Längenwachsthums auf der gegenüber liegenden Seite. Dasz auch Wurzeln ähnliche Krümmungen um seine Stützen, z. B. um Stecknadeln machen können, wie die Ranken, wurde von Sachs [3]) entdeckt. Einen dritten zu erwähnenden Fall bietet die von Sachs [4]) beschriebene Thatsache, dasz Wurzeln durch einen feuchten Körper aus ihrer normalen Richtung abgelenkt werden können und sich diesem anschmiegend weiter wachsen, indem das Wachsthum der dem feuchten Körper zugekehrten Seite geringer wird, als das der gegenüberliegenden, vorausgesetzt, dasz letztere forwährend geringe Quantitäten Wasser verdunsten kann.

Die Bewegungen periodisch sich öffnender und schlieszender Blüthen sind nach den neuesten Untersuchungen Pfeffer's [5]) gleichfalls Wachsthumserscheinungen. Eine kleine Zone am Grunde der

1) Sachs, l. c. S. 397.

2) Siehe oben S. 207—223.

3) Sachs: l. c. S. 437.

4) Sachs: Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper; Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg. Heft II. 1872. S. 209—222.

5) Untersuchungen über Oeffnen und Schlieszen der Blüthen; physiologische Untersuchungen von W. Pfeffer. 1873. S. 159—216.

Blumenblätter vermittelt die Erscheinung, indem ein stärkeres Wachsthum der Auszenseite die Blume schlieszt, eine geförderte Streckung der Innenseite diese öffnet. Dieses Wachsthum wird nun durch Schwankungen der Temperatur und der Beleuchtung gefördert und zwar so, dasz Steigerung der Wärme oder des Lichtes das Wachsthum der Innenseite fördern, während die entgegengesetzte Aenderung der Wärme oder der Lichtintensität steigernd auf das Wachsthum der Auszenseite einwirkt und also die Blüthen schlieszt. Diese wenigen Andeutungen mögen indesz genügen, um auf die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen und deren Ursachen hinzuweisen.

Wenn wir bis jetzt die einzelnen Ursachen, welche die Richtung wachsender Pflanzentheile bestimmen, für sich und getrennt besprochen haben, so geschah das nur der leichteren und klareren Darstellung wegen. Sowohl im Freien, als in vielen Versuchen treten diese Ursachen fast immer zu zweien oder mehreren zusammen auf, und die Richtung, welche die betreffenden Glieder wirklich einschlagen, wird der resultirenden Wirkung aus diesen verschiedenen Ursachen entsprechen. [1]) Will man sich also die Richtung erklären, welche irgend ein pflanzliches Organ im Freien besitzt, so musz man diesem Satze in erster Linie Rechnung tragen, und die verschiedenen Ursachen aufsuchen, welche auf sein Wachsthum einwirken. Nehmen wir zum Beispiel ein an einem vertikalen Sprosse schief aufwärts, oder fast horizontal abstehendes gestieltes Blatt. Aus inneren Ursachen sucht sich der Stiel rückwärts zu krümmen, indem ihm, einem symmetrischen Organe, eine gröszere Wachsthumsfähigkeit der Oberseite als der Unterseite zukommt. In der nämlichen Richtung wirkt auch das Gewicht der Spreite. Diesen beiden gegenüber streben sowohl die Schwere, als das von oben einfallende Licht das Blatt zu heben; beide wirken fördernd auf die Streckung der Unterseite des Stieles. Die Grösze der drei letzteren Ursachen ändert sich mit der Lage des Stieles; es wird also der Stiel schlieszlich eine solche Lage einnehmen, in der die beiden Gruppen von Ursachen sich das Gleichgewicht halten, und die Streckung der Oberseite derjenigen der Unterseite gleich ist. Jede Aenderung einer dieser vier Ursachen wird die Richtung des wachsenden Blattstieles entsprechend beeinflussen. Das von den Blättern Gesagte gilt aber im Allgemeinen von denjenigen Pflanzentheilen, welche eine schiefe

1) Ausführlicheres findet man oben S. 137—199.

oder horizontale Richtung einschlagen, wenn auch einzelne Ausnahmen andere Ursachen erkennen lassen.

Die Richtungen, welche Pflanzentheile während ihres Längenwachsthums einschlagen, werden am Ende der Streckung durch die Erstarkung und oft durch die Verholzung der Gewebepartien zu dauernden Stellungen. Diese bleibenden Lagen zeigen bekanntlich ganz bestimmte Anpassungen zu den Zwecken, denen die betreffenden Glieder dienen. Ich weise nur auf die möglichst senkrecht auf das einfallende Licht gestellte Lage der Blätter, auf die Richtungen blättertragender Sprosse bei schiefer Beleuchtung hin, indem fast jeder Pflanzentheil ein Beispiel zu dieser Regel bietet. Für die Erreichung dieser bestimmten erforderlichen Stellungen ist nun offenbar die hauptsächlichste Bedingung, dasz der Einflusz der einzelnen einwirkenden Kräfte gerade ein so groszer sei, dasz sie einander in dieser Lage das Gleichgewicht halten. Direkte Bestimmungen des relativen Werthes dieser Kräfte liegen nicht vor; man darf von ihnen aber auch keine Erklärung der betreffenden Beziehungen erwarten, welche offenbar je nach den Arten verschiedene sein werden, und also einstweilen einfach als spezifisch gegebene Eigenschaften betrachtet werden müssen.

Nachdem wir also in der ersten Abtheilung dieses Aufsatzes die Erscheinungen des Längenwachsthums an gerade bleibenden Pflanzentheilen, und in der zweiten die durch das Längenwachsthum verursachten Krümmungen ausführlich beleuchtet haben, wollen wir jetzt die *Drehungen* betrachten, welche manche Pflanzentheile während ihrer Streckung erleiden. 1) Und wie wir bei den Krümmungen äuszere und innere Ursachen unterschieden haben, wollen wir auch hier gleich diese Trennung einführen. Zunächst bespreche ich die durch innere Ursachen in's Leben gerufenen Drehungen.

Es ist eine ziemlich häufige Erscheinung, dasz aufrechte Stengel dicotyledoner Gewächse um ihre eigene Achse gedreht sind, was man leicht daran bemerkt, dasz vorspringende Kanten oder Rippen, oder auch Haarleisten u. dergl. nicht parallel der Achse verlaufen, sondern um diese mehr oder weniger steile Schraubenlinien bilden. Die jüngsten Internodien solcher Sprosse, welche erst vor Kurzem ihre Streckung angefangen haben, zeigen diese Drehung noch nicht,

---

1) Siehe oben S. 185 und 192 (Belastungsdrehungen); *ibid.* S. 239—245 (Drehungen der Schlingpflanzen).

in ihnen laufen die genannten Linien parallel mit der Achse; die Drehung fängt in der Regel in der letzten Zeit oder auch am Ende des Längenwachsthums an. Da nun offenbar die Schraubenlinien länger sind als deren Achse, so müssen sie durch stärkeres oder länger andauerndes Wachsthum der äuszeren Schichten des Stengels in Beziehung zu den inneren Gewebetheilen verursacht werden: sie sind also eine Erscheinung des Längenwachsthums. Am ausgeprägtesten zeigen solche Drehungen die nicht gewundenen Stengel der Schlingpflanzen, z. B. des Hopfens und mehrerer Arten von Winden (*Convolvulus*); hier findet man oft mehrere ganze Schraubenumgänge auf einer nur wenige Cm. langen Strecke. Auch bei Blättern kommen solche Drehungen vor, welche im Leben der Pflanze meist dazu dienen, die eigentliche Unterseite dem Lichte zuzukehren und dadurch so zu sagen zur falschen Oberseite zu machen; die Drehung findet hier im unteren Theile des Blattes statt und beträgt meist nahezu 180°. Der Bärenlauch (*Allium ursinum*), mehrere Gräser u. A. zeigen diese werkwürdige Eigenthümlichkeit. Genaue Untersuchungen über die aus inneren Ursachen entstehenden Drehungen liegen bis jetzt nicht vor.

Die hauptsächlichste äuszere Ursache von Drehungen, welche bis jetzt nachgewiesen wurde, ist die einseitige Belastung schiefer oder horizontaler Organe. Wenn an dem Ende eines horizontalen Sprosses eine Last seitwärts hängt, wird diese den Sprosz um seine Achse zu drehen suchen; ob wirklich eine Drehung entsteht, hängt von der Grösze des Drehungsmomentes und von dem Drehungswiderstande des Pflanzentheils ab. Findet aber eine Drehung statt, so wird diese das Wachsthum derart beeinflussen, dasz sie zu einer bleibenden wird. War die erste Drehung nur gering, so kann eine weitere Drehung durch das nämliche Uebergewicht eintreten, indem die entstehende Spannung immer vom Wachsthum ausgeglichen wird, bis durch die Drehung selbst das Uebergewicht genau unterhalb des gedrehten Sprosses geführt worden ist. Solche Drehungen sind nun an horizontalen Sprossen oder langen Blattstielen gar nicht selten zu beobachten; sehr häufig gesellen sie sich den durch Licht und Schwere bewirkten Biegungen, wodurch oft die Erklärung solcher Erscheinungen sehr erschwert wird. Hübsch sind sie an den windenden Stengeln der Schlingpflanzen, an denen sie sich von den früher besprochenen, aus inneren Ursachen entstandenen immer dadurch unterscheiden lassen, dasz sie genau in der entgegengesetzten Richtung verlaufen. Am Hopfen z. B., dessen überhängende Sproszgipfel sich behufs Aufsuchung einer Stütze im Krei-

se von links nach rechts, d. h. in der Richtung der Bewegung der Uhrzeiger, bewegen, findet die Drehung der nicht windenden Stengel ebenfalls von links nach rechts statt. Auch die Richtung der von den windenden Stengeln gebildeten Schraubenlinie ist eine von links nach rechts aufsteigende, oder wie man kürzer sagt, eine rechtsläufige. Untersucht man nun die gewundenen Stengel genauer, so erblickt man in ihnen eine schwache, aber deutliche linksläufige Drehung um die Stengelachse, welche am Verlauf der hervorragenden Ecken des Stengels leicht sichtbar ist. Die Ursache dieser Drehungen entdeckt man, wenn man die Vorgänge während des Windens in den jüngsten Theilen des Stengels erforscht. Es zeigt sich dann, dasz die Endknospe immer mehr oder weniger horizontal gerichtet ist, und in Bezug auf die jüngste gewundene Strecke eine seitliche Stellung einnimmt. Sie wirkt dadurch auf diese als einseitige Belastung, also als eine Drehungsursache.

Während bei den Drehungen ersterer Art die Richtung der Drehung meist eine spezifisch gegebene ist, leuchtet ein, dasz die Richtung der durch äuszere Ursachen bedingten Drehungen für die nämliche Pflanzenart und für das nämliche Organ eine je nach den Ursachen verschiedene sein kann.

In dem Vorhergehenden habe ich versucht, die hauptsächlichsten Resultate, welche durch die experimentelle Forschung über das Längenwachsthum der Pflanzen zum festen Eigenthum der Wissenschaft geworden sind, zu einem Gesammtbilde der mechanischen Vorgänge dieser Erscheinungen zusammenzufassen. Dasz ein solches Bild an manchen Stellen ganz fühlbare Lücken besitzt, wird leicht erklärlich sein, wenn man bedenkt, dasz nicht nur weitaus die meisten, sondern gar die fundamentalen Thatsachen, auf welchen das Verständnisz der hervorragendsten hierher gehörigen Erscheinungen beruht, erst in dem letzten Jahrzehnte entdeckt worden sind, und dasz die Untersuchungen über dieses Thema noch im vollen Gange sind. Bei meiner Darstellung habe ich absichtlich manche spezielle Resultate übergangen, um nicht durch eine grosze Anhäufung einzelner Fakta das Verständnisz des Ganzen zu erschweren; groszentheils sind die unberücksichtigt gebliebenen Thatsachen solche, deren Beziehung zum Ganzen erst durch weitere Untersuchungen festgestellt werden musz, und deren Werth also hauptsächlich darin liegt, dasz sie auf neue Forschungen hinweisen und zu erneuter Untersuchung anregen. Ebenso habe ich es gänz-

lich unterlassen, auf frühere, jetzt veraltete Meinungen einzugehen, da der Umfang dieses Aufsatzes eine kritische Besprechung mit hinreichend ausführlicher Erwähnung der widerlegenden Thatsachen doch nicht erlaubt haben würde. Wer ausführlichere Betrachtungen über die hier besprochenen Erscheinungen sucht, findet diese in den schon zitirten Originalarbeiten oder in der 4. Auflage von Sachs' Lehrbuch der Botanik, wo sich auch die weiteren, im vorliegenden Aufsatze nicht aufgenommenen Literaturnachweise finden.

(*Landwirthschaftliche Jahrbücher 1874. Bd. III, p. 627*).

UEBER DIE AUSDEHNUNG WACHSENDER PFLANZENZELLEN DURCH IHREN TURGOR.

Bekanntlich befinden sich in jugendlichen, rasch wachsenden Pflanzentheilen die Zellwände in einem gedehnten Zustand. Die Zelleninhalte saugen mehr Wasser an sich, als der Grösse der Zelle im spannungslosen Zustand entspricht, und da die Zellhäute dehnbar sind, werden sie hierdurch so lange ausgedehnt, bis ihre elastische Spannung dem Streben der Zelleninhalte, sich durch Wasseraufnahme zu vergrössern, das Gleichgewicht hält.

Diese Spannung zwischen Zellinhalt und Zellhaut wurde von Sachs mit dem Namen *Turgor* belegt, die dabei stattfindende Ausdehnung der Zellen kann also zweckmässig *Turgorausdehnung* genannt werden. Diese Turgorausdehnung spielt nach dem genannten Forscher eine Hauptrolle beim Längenwachsthum der Pflanzen. Die Einschiebung neuer fester Partikel zwischen die bereits vorhandenen Nägeli'schen Molecüle einer Zellhaut wird nach ihm überall erst durch Imbibition und Turgor ermöglicht, indem dadurch die Entfernungen zwischen den schon bestehenden Molecülen über dasjenige Maass hinaugedehnt werden, welches für die Ablagerung neuer Molecüle erforderlich ist[1]. Dieser fördernde Einfluss des Turgors auf das Längenwachsthum wurde von Sachs als oberstes Princip seiner mechanischen Wachsthumstheorie hingestellt. Durch dieses Princip wird augenblicklich die ganze Forschungsrichtung auf diesem Gebiete beherrscht. Am klarsten geht dieses daraus hervor, dass einerseits die vom Turgor unabhängigen Wachsthumserscheinungen, wie z. B. das Wachsthum der Stärkekörner und das Dickenwachsthum der Zellhäute fast ganz von der Forschung ausgeschlossen sind. Andererseits werden die Erscheinungen des Turgors in ausgewachsenen Organen, z. B. bei den periodischen und Reizbewegungen, eifrig studirt[2]. Die Mechanik des Wachsthums wird dadurch fast zu einer Mechanik der vom Turgor beeinflussten Erscheinungen des Pflanzenlebens.

Bei dieser Sachlage schien es geboten, die Turgorausdehnung

---

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. S. 762.

2) cf. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873 und Blattorgane 1875.

selbst einer experimentellen Untersuchung zu unterwerfen, um dadurch die Basis der Theorie möglichst zu sichern. Ich habe dieses bereits vor einigen Jahren versucht, aber die damals benutzte Methode des Welkens erlaubte nur die Lage des Maximums dieser Ausdehnung im wachsenden Sprosse festzustellen [1]; zur Beantwortung weiterer Fragen war sie ungeeignet. Denn es ist nicht möglich, irgend einen wachsenden Pflanzentheil durch Welken seinen Turgor völlig verlieren zu lassen, ohne dass die Gefahr einer weiteren Verkürzung entstünde, da ja die zarten Membranen bei der Verdunstung so leicht eingestülpt werden, oder sogar Falten werfen. Eine Bestimmung der absoluten Grösse der Turgorausdehnung war also auf diesem Wege nicht zu erreichen, und dennoch war es klar, dass sie bei jeder weiteren Untersuchung durchaus nothwendig sein würde. Es war also unerlässliches Bedürfniss, eine ganz neue Methode zu begründen.

Das Princip dazu lieferte mir die Kenntniss der Rolle, welche das Protoplasma beim Turgor spielt. Da diese Rolle bisher wenig beachtet worden ist, so muss ich hier etwas näher darauf eingehen, verweise aber für Details und ausführliche Beweisführungen auf meine demnächst erscheinende Arbeit. In seiner bahnbrechenden Arbeit über die physikalischen Eigenschaften des Protoplasma hat Nägeli [2] gezeigt, dass sich das Plasma gegenüber Farbstofflösungen anders verhält, als die Zellhaut. Letztere lässt sie fast ohne Widerstand durchgehen, der protoplasmatische Wandbeleg ist dagegen für sie völlig undurchdringbar. Zellen mit gefärbtem Zellsafte liefern zu dieser Regel die bekanntesten Beispiele. Dieser Unterschied in der Permeabilität zwischen Zellhaut und Zellwand ist eine sehr allgemeine Eigenschaft lebender Pflanzenzellen. Nicht nur für Farbstoffe, sondern für eine Reihe anderer für das Pflanzenleben sehr wichtiger Körper ist die Zellhaut in hohem Grade permeabel, der plasmatische Wandbeleg aber nicht oder doch nur äusserst wenig durchdringbar, wie von mir bewiesen wurde [3]. Hieraus folgerte ich, dass diese Impermeabilität des protoplasmatischen Wandbelegs für die wichtigsten im Zellsafte gelösten Substanzen eine wesentliche Bedingung des Turgors sei. Denn, wie ich in meiner Arbeit noch besonders beweisen werde, müsste sonst der Druck, den die gespannte Zellhaut auf die Inhaltsflüssigkeit ausübt, diese Flüssigkeit durch die Haut in die intercel-

1) Siehe S. 271.
2) Nägeli, Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 1855. Heft I. S. 1.
3) Siehe S. 86.

lularen Räume pressen, und dadurch die Spannung wieder ausgleichen. Die Dehnbarkeit und die Elasticität der Zellhäute reichen nicht hin, eine bleibende Turgorausdehnung zu Stande kommen zu lassen, es bedarf dazu noch der Mitwirkung des Protoplasma. Nur der Umstand, dass das Protoplasma überall zwischen der Zellhaut und dem Zellsafte liegt, und für den lezteren so gut wie impermeabel ist, macht es möglich, dass die Zelle eine ansehnliche Menge Wasser aufnimmt und ihre Haut stark ausdehnt, ohne dass der Zellsaft unter dem entstehenden Drucke wieder ausgepresst wird 1).

Aus der hier entwickelten Auffassung der Rolle des protoplasmatischen Wandbelegs beim Turgor ergeben sich nun zwei Wege für die Aufhebung dieser Spannung. Der einfachste wäre, das Plasma zu tödten und so seinen Widerstand gegen den Durchtritt gelöster Stoffe völlig zu vernichten. Diese Methode wäre, wie eine Reihe von Versuchen zeigte, sehr gut brauchbar, wenn nicht die Unsicherheit, ob auch die Zellhäute beim Tödten eine moleculare Aenderung erleiden, ihre Resultate weniger zuverlässig machte.

Der zweite Weg besteht in der Aufhebung des Druckes, den der Zellinhalt auf die Haut ausübt, durch Anwendung wasserentziehender Mittel. Bekanntlich wird dabei das Protoplasma von der Zellstoffhaut abgelöst, indem das Reagens zwischen die Haut und das Plasma eindringt, und letzteres den durch Wasserverlust abnehmenden Zellsaft fortwährend eng umschliesse. Es leuchtet ein, dass in diesem Zustande der Zellsaft keinen Druck mehr auf die Haut ausüben kann. Hieraus folgt, dass in einer Zelle, in der das Protoplasma von der Zellhaut abgelöst worden ist, keine Turgorausdehnung mehr vorhanden sein kann. War die Zelle vorher ausgedehnt, so wird sie sich während der Einwirkung des Reagens zusammengezogen haben. Diese Zusammenziehung kann, unter gewissen Bedingungen, als ein Maass der vorherigen Turgorausdehnung betrachtet werden.

Auf diesem Satze beruht meine Methode. Als wasserentziehende Mittel kommen nun solche in Betracht, welche das Plasma nicht tödten, wie z. B. Zucker und Salze. Ich wählte die letzteren, und zwar hauptsächlich Kochsalz und Salpeter, welche durch ihre sehr grosse Anziehung zu Wasser und ihre entsprechende Diffusionsgeschwindigkeit sich sehr zu diesen Versuchen eignen.

Als Merkmal, dass der Turgor völlig aufgehoben ist, gilt mir der

---

1) Siehe oben S. 86.

Umstand, dass in allen Zellen das Plasma seinen Rückzug von der Zellwand angetreten hat. Um den Zustand, in den ich also für meine Methode die Sprosse versetzen muss, mit einem Worte andeuten zu können, nenne ich die Ablösung des lebendigen protoplasmatischen Wandbelegs von der Wand *Plasmolyse*, und eine Zelle, welche in diesem Zustande sich befindet, plasmolytisch. Ebenso nenne ich einen Spross, wenn seine sämmtlichen Zellen plasmolytisch sind. Der Satz, den ich hier als Grundlage meiner Methode aufstelle, kann also folgendermaassen formulirt werden:

Die Längendifferenz zwischen dem turgescenten und dem plasmolytischen Zustande eines wachsenden Pflanzenorgans kann als ein Maass für die Turgorausdehnung dieses Organs betrachtet werden.

Die vollständige Begründung dieses Satzes kann ich erst in meiner ausführlichen Arbeit geben, hier will ich aber einige der wichtigsten Punkte berühren, deren Kenntniss für die Brauchbarkeit und die Berechtigung meiner Methode durchaus nothwendig ist.

Die Concentration der Lösungen. Die Lösungen müssen offenbar das Wasser stärker anziehen als der Zellsaft. Hierzu würden aber bereits zweiprocentige Lösungen von Kochsalz oder Salpeter in den meisten Fällen genügen, wie daraus hervorgeht, dass diese schon ene messbare Verkürzung in wachsenden Sprosstheilen hervorbringen. Diese Thatsache ist sehr wichtig, zumal wenn man sie mit einer anderen Angabe verbindet, nach der die Concentration des Zellsaftes in wachsenden Markzellen nur sehr wenige Procente betragen kann [1]). Sie lehrt uns dann, dass die Stoffe, welche im Zellsafte die so ansehnliche Anziehung für Wasser bedingen, jedenfalls nicht, wie man früher oft annahm Zucker oder Eiweiss oder ähnliche Substanzen mit hohem osmotischen Aequivalent sind, sondern leicht diffusible Substanzen mit grosser Anziehungskraft für Wasser, ja dass vielleicht Salpeter und ähnliche Salze dabei die wichtigste Rolle spielen.

Doch durch die Wasserabgabe an die Salzlösung wird der Inhalt der Zelle concentrirter, und es bedarf gewöhnlich einer etwa 4—5 Procent haltenden Lösung, um den Turgor der meisten Zellen aufzuheben und sie in den plasmolytischen Zustand zu versetzen. Um aber sicher zu sein, dass dieser Zustand in allen Zellen eingetreten ist, muss man die Concentration gewöhnlich noch einige Procente höher nehmen. Häufig genügen etwa 7 Procent; in allen untersuch-

---

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. S. 775.

ten Fällen haben 10 procentige Lösungen von Kochsalz oder Salpeter den Turgor völlig aufgehoben. Eine Erhöhung der Concentration über den Grad, bei welchem alle Zellen plasmolytisch werden, kann der Turgor selbstverständlich nicht mehr beeinflussen, da dieser ja bereits völlig vernichtet ist. Dem entsprechend verursacht eine solche Steigerung der Concentration auch keine weitere Verkürzung. Ein Beispiel möge dies erläutern. Junge, kräftig wachsende Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha* wurden der Länge nach halbirt, nachdem auf jedem eine genau 100 Mm. lange Strecke, von der Knospe aus abwärts, durch zwei Tuschestriche markirt war. Sie wurden jetzt in Salpeterlösungen verschiedener Concentration gebracht und nach 3 Stunden wurde die Entfernung der Marken gemessen. Für den Versuch waren möglichst gleiche, jedenfalls gleich alte Sprosse ausgewählt; die Zahlen sind Mittel aus je drei Sprosshälften. Die Verkürzung betrug in:

einer	2,5	procentigen Lösung	2,5	Proc.
„	5	„ „	6,4	„
„	7,5	„ „	8,5	„
„	10	„ „	8,5	„
„	15	„ „	8,4	„

Dauer des Aufenthaltes in der Salzlösung. Legt man einen der Länge nach halbirten wachsenden Spross in eine 10 procentige Salzlösung, und misst man ihn in kurzen Zeitintervallen, so sieht man, dass er anfangs sich sehr rasch verkürzt, dass dann die Verkürzung allmählich langsamer wird, um nach einer halben oder ganzen Stunde kaum noch einzelne Zehntel-Millimeter auszuwachsen. Nach 1—2 Stunden ist für gewöhnlich schon eine constante Länge erreicht. Dünnere Sprosse, wie z. B. die Blüthenstiele von *Plantago media*, kann man ganz in die Lösung bringen; sie brauchen meist 2—3 Stunden, um völlig constante Länge zu erreichen. Hieraus folgt, dass bei den Versuchen die Pflanzentheile 2—3 Stunden in der Lösung bleiben müssen, bevor man sie misst. Ich wiederholte die Messung dann stets nach weiteren 1—2 Stunden, um mich zu überzeugen, dass die Länge sich nicht mehr änderte.

Eine sehr wichtige Frage ist nun folgende:

Bleiben die Sprosse in 10 procentigen Salzlösungen während 2—3 Stunden lebendig? Obgleich nach der herrschenden Meinung so hoch concentrirte Salzlösungen dem Leben der Pflanzen direct schädlich sind, so ist diese Frage dennoch zu bejahen. Es lässt sich mikroskopisch nachweisen, dass die in diesen Salzlözungen isolirten Protoplasmakörper meist etwa 12—24 Stunden, und nicht

selten noch längere Zeit lebendig bleiben. Viel länger halten sie es unter so ungünstigen Umständen meist nicht aus; offenbar weil ihre Athmung zu sehr beeinträchtigt ist. Die Zellhäute erleiden in den Salzlösungen während dieser Zeit keine sichtbaren, oder in irgend einer Weise nachweisbaren Veränderungen.

Für kürzere Zeiten lässt sich der Beweis noch in einer ganz anderen Weise geben, und zwar so bündig, dass jede weitere Argumentation unnöthig wird. Wenn man junge Blüthenstiele nach etwa zweistündigem Aufenthalt in einer 10 procentigen Salpeterlösung in reines Wasser bringt, so gelingt es gewöhnlich, die Salzlösung vollständig auszuwaschen, ohne den Spross zu tödten. Die isolirten Protoplasmakörper dehnen sich dabei aus und legen sich wieder in normaler Weise an die Zellwand an, und der frühere Turgor wird wieder völlig hergestellt. Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha* und *Froelichia floridana*, und Blattstiele von *Tropaeolum majus*, welche sich in der erwähnten Salzlösung um 6, 5,8 und 3,8 Proc. verkürzt hatten, nahmen beim Auswaschen in wenigen Stunden ihre frühere Länge wieder an. Die Möglichkeit einer so bedeutenden Turgorausdehnung ist ein genügender Beweis für die Unschädlichkeit der Operation. Aber man kann noch weiter gehen. Denn ist das Auswaschen unter gewissen Vorsorgen, welche zumal die Vermeidung der Infiltration der intercellularen Räume betreffen, erfolgt, so können die Sprosse nach der Operation fortfahren zu wachsen. Ich wähle als Beispiel einen Blüthenstiel von *Thrincia hispida*, dessen wachsender Theil in einer 10 Proc. haltenden Salpeterlösung sich in 2 Stunden um 3,9 Proc verkürzt hatte. Dass dabei alle Zellen plasmolytisch geworden waren, wurde durch Controlversuche festgestellt. Nach Ablauf dieser zwei Stunden wurde die Salzlösung ausgewaschen und in einer Stunde war bereits die frühere Turgorausdehnung wieder hergestellt. Der Spross wuchs weiter, nach zwei Tagen öffnete sich seine Blüthenknospe und als der Stiel nahezu ausgewachsen war, hatte sich seine jüngste, anfangs 20 Mm. lange Strecke auf 40 Mm., also auf das doppelte ihrer Länge vor der Operation, gestreckt.

Die messbare Verkürzung wachsender Pflanzentheile in den Salzlösungen beruht ausschliesslich auf der Aufhebung des Turgors. Man kann als sehr wahrscheinlich annehmen, dass eine lebende Zellhaut bei Imbibition einer Salzlösung ihre Länge nicht vollständig unverändert lassen wird; jedenfalls aber wird diese Längenänderung höchstens eine sehr geringe sein. Eine lange Reihe von Messungen hat nun gezeigt, dass diese Längenänderung, falls sie be-

steht, ganz im Bereiche der gewöhnlichen Messungsfehler liegt, und also bei unseren Unterschungen durchaus vernachlässigt werden kann. Es würde mich zu weit führen, hier die verschiedenen Beweise, welche ich für diesen Satz besitze, beizubringen, ein Paar Argumente mögen genügen. Wäre die Länge einer lebenden, mit einer wässerigen Lösung imbibirten Zellhaut vom Salzgehalt dieser Lösung abhängig, so müsste eine Zunahme der Concentration dieser Lösung, auch nach dem Auflösen des Turgors, noch eine Verkürzung der Zellhäute verursachen. Dieses findet nun nicht statt. In der oben angeführten Zahlenreihe war die Längendifferenz bei 7,5 und 15 Proc. nur 0,1 mM., also nicht grösser als die gewöhnlichen Messungsfehler. Dasselbe fand ich in anderen Versuchen für 10 und 20 Proc.. Einen zweiten Beweis liefern wachsende Sprosse, die man bei 60° C. getödtet hat. Bei dieser Behandlung sterben die Protoplasmakörper, der Turgor hört also auf, und die Zellwände verkürzen sich elastisch, bis sie den spannungslosen Zustand erreichen. Die Zellwände selbst ändern dabei ihre physikalischen Eigenschaften nicht in merkbarer Weise. Bringt man nun so vorbereitete Sprosse, nachdem sie in Wasser eine völlig constante Länge angenommen haben, in Salzlösungen, so ändern sie darin ihre Länge nicht, gleichgültig ob die Lösung eine schwach oder stark concentrirte ist.

So viel über die Berechtigung meiner Methode. Die Anwendung ist eine sehr einfache und bedarf wohl keiner Erläuterung. Hervorheben will ich aber, welche Fragen es hauptsächlich sind, für deren Lösung ich sie aufgestellt habe. In allgemeiner Form habe ich diese Aufgaben bereits in meiner Arbeit über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse 1) zusammengestellt. Hier möchte ich noch auf eine specielle Anwendung aufmerksam machen. Die bisherigen Wachsthumsuntersuchungen lassen es häufig unentschieden, welchen Antheil an einer beobachteten Verlängerung das Wachsthum durch Intussusception hat, und welchen die Veränderung des Turgors. Dies ist, z. B. meiner Ansicht nach, der Fall bei den geotropischen und den heliotropischen Krümmungen wachsender vielzelliger Organe, sowie bei den periodischen Bewegungen jugendlicher Blätter. Dennoch scheint mir die Entscheidung dieser Frage von hervorragender Wichtigkeit für die Kenntniss der Mechanik dieser Bewegungen. Die Lösung dieser Aufgabe war bis jetzt unmöglich, da man die Turgorausdehnung eines wachsenden Orga-

1) Siehe oben S. 273 u. 274.

nes nicht quantitativ bestimmen konnte. Mittelst meiner Methode hoffe ich, dass sie gelingen wird.

Ich habe mittelst dieser Methode zunächst die absolute Grösse der Turgorausdehnung in einer Reihe von Beispielen zu bestimmen gesucht und dann die Vertheilung dieser Ausdehnung über die wachsende Strecke studirt. Die Messungen geschahen in derselben Weise als bei meinen oben erwähnten Untersuchungen über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse; auch der Wachsthumszustand des Sprosses wurde vor dem Bringen in die Salzlösung in derselben Weise bestimmt, wie dort angegeben ist. Es wird genügen, die wichtigsten Resultate in kurzen Sätzen anzuführen.

1) Die absolute Grösse des Turgors ist in rasch wachsenden Pflanzentheilen eine sehr ansehnliche; sie beträgt gewöhnlich etwa 8—10 Proc., und steigt nicht selten bis 15—16 Proc. der Länge des betreffenden Theiles.

2) Die ausgewachsenen Theile an Sprossen und Blattstielen besitzen in gewöhnlichen Fällen keine merkliche Turgorausdehnung; die Grenze der gedehnten und ungedehnten Strecke fällt bei ihnen, so lange sie an ihrer Spitze noch wachsen, nahezu mit der Grenze des wachsenden und des ausgewachsenen Theiles zusammen.

3) Die Turgorausdehnung nimmt im jüngsten Theile eines wachsenden Organes allmählich zu, erreicht dann ein Maximum und fällt im hinteren, nur noch langsam wachsenden Theile wieder herab.

4) Das Maximum der Turgorausdehnung liegt in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse[1]. In vielen Fällen ist es nur wenig scharf ausgeprägt, zumal bei Sprossen mit langer wachsender Strecke, da in solchen die Turgorausdehnung fast über den ganzen rasch wachsenden Theil nahezu gleich gross ist.

Als Beispiel zu diesen Regeln möge noch die folgende Zahlenreihe gegeben werden. Sie bezieht sich auf die Verkürzung eines jungen Blüthensprosses von *Thrincia hispida* in einer 5 procentigen Salpeterlösung. Der Blüthenstiel war, von der Endknospe aus, mittelst feiner Tuschestriche in Partialzonen von je 20 mM. getheilt. Erst wurden die Zuwachse dieser Zonen gemessen, und dann ihre Verkürzung in der Salzlösung bestimmt und auf gleiche Anfangslängen (20 mM.) ausgerechnet. Es ergab sich:

---

1) Diesen Satz habe ich schon früher ausgesprochen. Siehe S. 287.

	Wachsthum während 10 Stunden in mM.	Verkürzung in der Salzlösung in mM.
Zone I, oben	2,3	1,1
- II,	**3,0**	**1,7**
- III,	2,7	1,5
- IV,	0,9	1,0
- V,	0,1	0,2
- VI,	0,0	0,1

Für die weiteren Zahlenbelege verweise ich auf meine demnächst erscheinende Arbeit.

Haag, im November 1876.

(Botanische Zeitung 1877, 35. Jahrgang. Nr. 1, S. 2.)

UEBER LONGITUDINALE EPINASTIE.

In Nr. 17 dieses Jahrganges der Flora (Bd. 60, 1877) erschien ein Aufsatz von Dr. Carl Kraus in Triesdorf, in welchem eine von mir über die Ursachen der Richtung bilateraler Pflanzentheile gemachte Untersuchung Missverständnissen ausgesetzt wird[1]). Da die ganze Abhandlung gegen die von mir erhaltenen Resultate gerichtet ist, sehe ich mich zu einer kurzen Erwiderung gezwungen. Ich wünsche dabei nur anzugeben, in welchen Punkten Dr. Kraus meine Arbeit missverstanden hat, und wodurch sich meine Auffassung der einschlägigen Fragen von den Ansichten dieses Schriftstellers unterscheidet. Auf eine ausführliche Vertheidigung meiner experimentellen Resultate brauche ich um so weniger einzugehen, als diese bereits längst an maassgebenden Stellen Anerkennung gefunden haben [2]).

Dr. Kraus leitet seine Abhandlung mit folgendem Satze ein:

„Hugo de Vries kommt bei seinen Untersuchungen „über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile" zu dem Schlusse, dass zur Erklärung der Wachsthumsrichtung nichtverticaler Sprosse der Einfluss von Licht und Schwere nicht ausreiche, sondern dass auch eine verschiedene Wachsthumsfähigkeit der Ober- und Unterseite solcher Sprosse *anzunehmen sei*".

Im Verlaufe der Abhandlung wird nun diese angebliche Annahme ausführlich besprochen und geprüft, „ob die einschlägigen Wachsthumserscheinungen sich nicht auf bereits bekannte oder näher liegende Ursachen zurückführen lassen". Das Ergebniss dieser Betrachtungen ist dann (Flora Bd. 60 S. 262), dass die von mir gemachte „Annahme" für die Erklärung jener Wachsthumserschei-„nungen nicht nothwendig" sei.

M. a. W., es wird der Inhalt meiner Arbeit so vorgestellt, als ob ich bestrebt gewesen wäre, die natürlichen Richtungen bilateraler Organe *zu erklären*, und als ob ich, als der Einfluss von Licht und Schwere dazu nicht ausreichten, die willkürliche und unbegründete

---

1) Siehe oben S. 137.

2) Vergl. z. B. Sachs, Lehrbuch der Botanik IV. Aufl. S. 830. Darwin, Climbing plants S. 181.

Hyphothese einer verschiedenen Wachsthumsfähigkeit der Ober- und Unterseite jener Pflanzentheile gemacht hätte, um zu jenem Ziele zu gelangen.

Eine solche Darstellung muss ich um so mehr zurückweisen, als es nach meiner Ansicht gar nicht Aufgabe der physiologischen Forschung ist, die Erscheinungen, wie sie uns in der Natur entgegentreten, mittelst Hypothesen und Vermuthungen in plausibler Weise zu erklären 1). Zerlegung der complicirten Erscheinungen in die einzelnen mitwirkenden Factoren, experimentelle Feststellung einfacher Thatsachen, und Ableitung von allgemeinen Regeln und Gesetzen daraus mittelst Induction, das sind nach meiner Meinung augenblicklich die wichtigsten Aufgaben der Pflanzenphysiologie. Gelingt es dabei, aus *erkannten* Thatsachen und Gesetzen einzelne complicirte Erscheinungen abzuleiten, und sie als gesetzmässige Folgen derselben darzuthun, so wird dadurch allerdings ein Schritt zu ihrer wissenschaftlichen Erklärung gethan. Eine solche Erklärung kann aber erst dann vollständig und allseitig befriedigend werden, wenn alle einzelnen mitwirkenden Thätigkeiten erkannt sind, und die ausschliessliche Nothwendigkeit aller zur Hervorbringung des Gesammteffects nachgewiesen worden ist 2). Und von solchen wirklich wissenschaftlichen Erklärungen sind wir in diesem Gebiete der Forschung noch sehr weit entfernt, wie ich am Schlusse meiner Abhandlung ausführlich auseinandergesetzt habe (siehe oben S. 194.).

Wenn nun Andere in diesen Punkten anderer Ansicht sind, und vorwiegend darnach streben, von complicirten physiologischen Erscheinungen plausible Erklärungen zu geben, ohne diese stets durch Experimente belegen zu können; wenn man es ferner oft als hinreichend betrachtet, irgend eine Möglichkeit einfach als die Ursache einer beobachteten Erscheinung zu „bezeichnen", so habe ich selbstverständlich nichts dagegen. Denn dasselbe Ziel kann bekanntlich von verschiedenen Forschern auf sehr verschiedenen Wegen verfolgt werden. Wenn Dr. Kraus aber im vorliegenden Falle mir diese Methode der Forschung zuschreibt, so sehe ich mich verpflichtet meinerseits das Ziel und die Untersuchungsmethode meiner Arbeit in kurzen Zügen zu schildern, um zu zeigen,

---

1) Es ist vielleicht nicht überflüssig zu bemerken, dass die experimentelle Erforschung der Ursache (das heisst doch wohl stets: einer der Ursachen) irgend einer Erscheinung nach meiner Ansicht etwas ganz anderes ist, als die Aufsuchung einer plausiblen Erklärung für sie.

2) Vergl. Schleiden, Grundzüge d. wiss. Botanik I. S. 48.

dass ich die von mir aufgestellten Sätze, *auf rein experimentellem Wege, durch Induction aus einfachen Versuchen*, gewonnen habe.

Es sei mir deshalb erlaubt, hier einige derjenigen Punkte aus meiner Arbeit in gedrängter Form anzuführen, welche zu der aufgeworfenen Frage in directer Beziehung stehen. Gleich im Eingange findet man die zu lösende Aufgabe genau bezeichnet und hervorgehoben, dass eine Erklärung der Wachsthumsrichtungen bilateraler Organe nicht im Zwecke der Arbeit lag, sondern dass ich nur einige der wichtigsten Ursachen dieser Erscheinungen experimentell festzustellen beabsichtigte (Siehe oben S. 137). Dieser Aufgabe entsprechend waren es keineswegs *die Richtungen* jener Organe in der freien Natur, welche den Gegenstand meiner Studien bildeten; sie wurden vielmehr nur in einigen wenigen untergeordneten Fällen berücksichtigt. *Hauptaufgabe war der experimentelle Nachweis einiger der wichtigsten Wachsthumseigenschaften* jener Organe, wie sie sich in einfachen und möglichst variirten Versuchen direct erkennen liessen.

Von solchen Eigenschaften glaube ich, früheren Ansichten entgegen [1]), in bilateralen Organen nachgewiesen zu haben: negativen Geotropismus, positiven, resp. negativen Heliotropismus und eine verscheidene Wachsthumsfähigkeit der Ober- und Unterseite. Ferner zeigte ich, dass Krümmungen und Torsionen, welche durch Belastung verursacht werden, das Längenwachsthum derart beeinflussen können, dass diese Richtungsabweichungen wenigstens zum Theil bleibend werden.

Die erwähnte verschiedene Wachsthumsfähigkeit der beiden Seiten habe ich in vielen bilateralen Organen, sowohl Blättern als Sprossen durch directe Versuche nachgewiesen. Wenn alle äusseren, das Wachsthum bestimmenden Einflüsse eliminirt sind, oder doch von allen Seiten gleichmässig auf ein solches Organ einwirken, so krümmt es sich in seiner Medianebene, indem die eine Seite stärker wächst als die andere. Ich setze dabei natürlich voraus, dass das Organ überhaupt noch im Wachsen begriffen ist. Gewöhnlich ist es die Oberseite, welche stärker wächst und also zur convexen Seite wird — Epinastie [2]). In selteneren Fällen ist das Wachs-

---

1) Vergl. die Literaturübersicht S. 137—157.

2) Longitudinale Epinastie, im Gegensatz zur transversalen Epinastie Schimper's welche sich in einem ungleichen Dickenwachsthum der beiden Seiten zeigt. Vergl. S. 170 und Kny in Sitz.ber. der Ges. naturf. Freunde zu Berlin vom 20. März 1877.

thum der Unterseite ausgiebiger — Hyponastie. Da äussere Ursachen in meinen Versuchen ausgeschlossen waren beruht die Erscheinung auf inneren Ursachen. Die epinastischen und hyponastischen Organe sind also nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung bilateral.

Am einfachsten bekommt man solche Krümmungen, wenn man die betreffenden Organe, z. B. Blattstiele, Blattmittelrippen, Sprossinternodien, nachdem sie von allen anhängenden Theilen isolirt sind, in einem dunklen feuchten Raum senkrecht aufstellt. Die Einwirkung des Lichtes, die einseitige Wirkung der Schwere und anderer das Wachsthum beeinflussender Umstände sind dabei ausgeschlossen. Man beobachtet in solchen Versuchen fast stets das Eintreten von Krümmungen, und zwar wird dabei meist die morphologische Oberseite zur convexen Seite, zum Beweise, dass das Organ epinastisch ist. Wird die Unterseite zur convexen, so war das Versuchsobject hyponastisch.

Meine Versuche wurden hauptsächlich mit abgeschnittenen Pflanzentheilen angestellt, ich habe sie aber auch mit nicht abgeschnittenen, völlig unverletzten Organen wiederholt, um direct zu beweisen, dass die von mir aufgefundenen Eigenschaften nicht etwa durch die Einrichtung der Versuche bedingt, *sondern auch im natürlichen Zustande den betreffenden Pflanzentheilen eigen sind.* Diesen letzteren Satz habe ich später noch durch besondere Versuche näher begründet.1)

Ferner habe ich gezeigt, dass dort, wo Epinastie und Geotropismus oder Heliotropismus gleichzeitig Krümmungen in einem Pflanzentheil hervorrufen, die factisch zur Beobachtung gelangenden Krümmungen der Resultirenden aus der Wirkung jener einzelnen Factoren entsprechen.

Am Schlusse habe ich dann hervorgehoben, dass diese Eigenschaften bei Erklärungsversuchen der natürlichen Richtungen solcher Pflanzentheile neben anderen Ursachen stets zu berücksichtigen sind; ich habe sogar angedeutet, dass sie bereits jetzt erlauben, „wenigstens eine ungefähre Erklärung" jener Richtungen zu geben. Eine solche Erklärung habe ich selbst aber nicht ausgearbeitet; im Gegentheil, ich habe ausdrücklich betont, und durch ein Beispiel erläutert, *dass von einer Theorie der Ursachen der Richtung nicht vertikaler Pflanzentheile bis jetzt nur einige Grundzüge angegeben werden können* (S. 194).

---

1) Siehe oben S. 261.

Um kurz zu gehen, ich habe den Satz von der verschiedenen Wachsthumsfähigkeit der Ober- und Unterseite bilateraler Pflanzentheile auf inductivem Wege aus zahlreichen Versuchsreihen abgeleitet, und keineswegs diese Eigenschaft hypothetisch zur Erklärung der natürlichen Richtung jener Organe „angenommen".

Wenn nun Dr. Kraus die Existenz der Epinastie verneinen will, so reicht es dazu nicht hin, auszuführen, wie man die Richtungen, welche Pflanzentheile in der Natur einschlagen, auch wohl ohne ihre Hülfe erklären könnte; im Gegentheil es ist seine Pflicht zu zeigen, dass in meine Beweisführungen solche Fehler eingeschlichen sind, dass ihre Beweiskraft dadurch völlig vernichtet wird.

Die Kritik des Dr. Kraus beschäftigt sich aber fast nur mit dem ersteren Punkte; der zuletzt genannte wird kaum von ihm berührt. Unterwerfen wir beide Punkte noch einer kurzen Betrachtung.

Die Erklärungen der natürlichen Wachsthumsrichtungen nichtverticaler Sprosse, welche Dr. Kraus aufstellt, beruhen auf zahlreichen Sätzen, über deren grössere oder geringere Wahrscheinlichkeit ich keine Worte verlieren will, da sie bis jetzt fast alle ohne jeden Schein eines experimentellen Beweises hingestellt worden sind. Bis die ausführliche Beschreibung aller Versuche, aus denen sie abgeleitet wurden, vorliegt, entziehen sie sich der wissenschaftlichen Beurtheilung. Dass es mittelst dieser Behauptungen wohl gelingen könnte, ohne Mithülfe der Epinastie eine für manchen Leser plausible Erklärung einiger Wachsthumsrichtungen oder sogar des Gesammthabitus einer Pflanze (vergl. Flora Bd. 60 S. 260.) zu liefern, will ich gerne glauben. Solchen Erklärungen kann ich aber so lange keinen wissenschaftlichen Werth beimessen, als meine Beweise für die Existenz der Epinastie, resp. Hyponastie, nicht widerlegt worden sind.

Eine directe Widerlegung des von mir aufgestellten Satzes der Epinastie hat aber Dr. Kraus weder auf experimentellem, noch auf kritischem Weg zu liefern versucht. Und doch wäre es offenbar seine Pflicht gewesen, erst die von mir beigebrachten Beweise zu entkräften, bevor er zu zeigen versuchte, dass der erwähnten Ursache keine Rolle bei der Bestimmung der natürlichen Wachsthumsrichtungen bilateraler Pflanzentheile zukomme. Denn dass die Epinastie, wenn sie besteht, eine wenn auch noch so untergeordnete Rolle bei der fraglichen Richtungsbestimmung haben muss, daran wird wohl Niemand zweifeln.

Es ist mir leider nicht möglich, mit Sicherheit aus Dr. Kraus's Aufsatz zu entnehmen, ob er meine Experimente wiederholt hat,

und ob er in diesem Falle etwa dieselbe oder vielleicht ganz andere empirische Resultate erhalten hat, als ich. Eine solche Wiederholung war um so unerlässlicher als meine Untersuchungen hauptsächlich mit Blattorganen angestellt sind, und ich mit Sprossen nur in zweiter Linie experimentirt habe, während Dr. Kraus in dem vorliegendem Artikel nur die Richtungen von Sprossen zum Vorwurfe seiner Betrachtungen macht. Zwar giebt er (S. 258) an, dass sich meine experimentellen Ergebnisse übereinstimmend mit seinen Anschauungen deuten lassen; in welcher Weise aber eine solche Deutung gelingen mag, wird nicht mitgetheilt.

So lange Dr. Kraus meine Versuche nicht durch neue Versuche controlirt hat, und nicht zu entgegengesetzten experimentellen Resultaten gelangt ist, behalten meine Ergebnisse ihre volle Gültigkeit zumal da er keine logischen Fehler in der Ableitung der Folgerungen nachzuweisen vermag.

Ueberhaupt scheinen mir die Betrachtungen des Dr. Kraus weniger meine Versuchsresultate, als wohl die mir fern liegende Erklärung von Wachsthumsrichtungen zum Gegenstand zu haben.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen, so glaube ich mich zu der Ansicht berechtigt, dass die Ausführungen des Dr. Kraus die Beweiskraft der Experimente, durch die ich die Existenz der Epinastie dargethan habe, nicht zu schwächen vermögen. Daraus folgt aber, dass Versuche zur Erklärung der natürlichen Wachsthumsrichtungen nicht-vertikaler Pflanzentheile nur dann eine wissenschaftliche Berechtigung haben, wenn sie auch die Epinastie (resp. die Hyponastie) unter den mitwirkenden Factoren berücksichtigen; eine Vernachlässigung dieses wichtigen Factors aber macht alle solche Vursuche von vornherein aussichtslos.

(Flora 1877 Bd. 60 Nr. 25, p. 385.)

UNTERSUCHUNGEN UEBER DIE MECHANISCHEN URSACHEN DER ZELLSTRECKUNG

AUSGEHEND VON DER EINWIRKUNG VON SALZLÖSUNGEN AUF DEN TURGOR WACHSENDER PFLANZENZELLEN.

VORWORT.

Jedermann weiss, wie sehr Pflanzen für ihre normale Entwickelung des Wassers bedürfen. Mangel an Wasser lässt die Blätter und jungen Stengeltheile welken. Beide hören dabei auf, ihre Functionen in normaler Weise zu erfüllen. In den Blättern nimmt beim Welken die Ausgiebigkeit der Kohlensäurezerlegung, und damit die Bildung neuer organischer Substanz wesentlich ab. Noch mehr hängt das Wachsthum der neu angelegten Organe von ihrem Wassergehalte ab. Ein auf trocknem Boden entwickeltes Exemplar ist kleiner, gedrungener, weniger reich verzweigt und beblättert, als ein auf feuchtem Erdreich gewachsenes.

Diesen äusserst wichtigen Einfluss auf die hervorragendsten Leistungen des Pflanzenlebens übt das Wasser dadurch aus, dass durch seine Aufnahme die Zellen sich ausdehnen und steifer werden. Verlieren die Zellen das Wasser durch Verdunstung, so hören auch die Ausdehnung und die Steifheit auf; es tritt die bekannte Erscheinung der Erschlaffung, das äusserlich sichtbare Merkmal des welken Zustandes ein. Bei der Wasseraufnahme wird der Umfang der Zellen grösser, und hierdurch wird ihre Haut gedehnt und gespannt. Endlich wird die Spannung der Haut so gross werden, dass sie jede weitere Vergrösserung unter den gegebenen Umständen unmöglich macht. Jetzt hält also die Zellhaut dem Streben des Zellinhaltes, sich durch Wasseraufnahme weiter zu vergrössern, das Gleichgewicht. Diese Spannung zwischen Zellhaut und Zellinhalt ist eine der wesentlichsten mechanischen Ursachen des Längenwachsthums pflanzlicher Zellen, und somit des gesammten Pflanzenwachsthums. Sie ist wegen dieser hervorragenden Rolle mit einem besonderen Namen belegt, und *Turgor* genannt worden. Auf diesem Turgor beruht die Steifheit und das frische Aussehen saftreicher Pflanzentheile; er ist es, der den oben erwähnten Einfluss des Wassers auf das Pflanzenleben vermittelt.

Will man also den Einfluss des Wassers auf das Pflanzenleben nicht blosz empirisch kennen, sondern auch in seinem inneren Wesen verstehen und beurtheilen können, so ist es vor Allem nothwendig, die Erscheinung des Turgors zum Gegenstande eines eingehenden Studiums zu machen. Die physiologische Literatur enthält hierüber auffallenderweise nur gelegentliche, höchst spärliche Angaben. Deshalb stellt sich die vorliegende Schrift zur Aufgabe, den Turgor einer möglichst allseitigen und kritischen Behandlung zu unterwerfen, um dadurch den Weg für weitere Arbeiten über dieses wichtige Thema anzubahnen.

Haag, im December 1876.

INHALTSVERZEICHNISS.

Zweite Abhandlung.

Ueber die Beziehung zwischen Turgor und Längenwachsthum.

I. BESCHREIBUNG EINER METHODE ZUR AUFHEBUNG DES TURGORS IN PFLANZENZELLEN.

I. Einleitung.

§ 1.

Aufgabe.

Unter den mechanischen Ursachen der Zellstreckung spielen der Turgor und die von diesem bedingten Spannungserscheinungen eine hervorragende Rolle. Für die Mechanik des Wachsens stellt also ihr Studium eine der wichtigsten Aufgaben dar. Die Lösung dieser Aufgabe war aber bis jetzt nicht möglich, da eine zweckmässige Methode fehlte. Eine solche Methode hat offenbar die folgenden Bedingungen zu erfüllen. Sie muss uns gestatten, die Eigenschaften der Zellen im frischen, turgescenten Zustande mit den Eigenschaften derselben Zellen im spannungslosen Zustande zu vergleichen. Sie muss es also ermöglichen, den Turgor in lebenden Zellen vollständig aufzuheben, und die Zellen in diesem turgorlosen Zustand den nöthigen Untersuchungen zu unterwerfen. In der vorliegenden Abhandlung habe ich den Versuch gemacht, eine Methode zu begründen, welche diesen Anforderungen genügt.

Indem ich die Angabe der Principien, auf welchen die von mir vorgeschlagene Methode beruht, für den zweiten Paragraphen aufbewahre, will ich die Bedeutung meiner Methode etwas ausführlicher beleuchten. Zuerst an einem einfachen Beispiele. Es sei die Aufgabe gestellt, zu erforschen, wie stark junge, wachsende Zellen durch ihren Turgor ausgedehnt sind. Mit andern Worten, man wolle die Turgorausdehnung solcher Zellen messen [1]). Die Grösse dieser Turgorausdehnung wird offenbar durch Vergleichung der Grösse der Zelle, oder des Organs, im turgescenten und im turgorlosen

---

1) Ueber die Definition des Turgors, als die hydrostatische Spannung zwischen Zellinhalt und Zellhaut, vergl. Sachs, Lehrbucb der Botanik, 4. Aufl., S. 757 und den Schluss unseres § 7. *Turgorausdehnung* nenne ich die Ausdehnung der Zellwände durch diesen Turgor; *Turgorkraft* die Kraft, mit der der Zellinhalt die Haut auszudehnen bestrebt ist, resp. wirklich ausdehnt.

Zustand gefunden; sie ist ja einfach gleich der Differenz dieser beiden Werthe.

Um die vielfachen Beziehungen der von mir gestellten Aufgabe zu der mechanischen Wachsthumstheorie völlig klar zu legen, werde ich etwas weiter ausholen, und den Kern dieser Theorie kurz schildern müssen.

Die Untersuchungen über die Mechanik des Wachsens sind seit den letzten Jahren in vollem Flusse. Die erste Anregung dazu bildet ein Aufsatz von Sachs in dessen Handbuch der Experimentalphysiologie 1865 erschienen [1]). Hier wird zuerst der Satz ausgesprochen und durch Versuche belegt, dass die heliotropischen und geotropischen Krümmungen auf einem verschiedenen Längenwachsthum der verschiedenen Seiten der sich krümmenden Organe beruhen. Bis dahin hatte man, der Lehre Hofmeister's [2]) folgend, allgemein angenommen, dass diese Erscheinungen Folgen von Aenderungen in der Dehnbarkeit wären, indem jedesmal die convex werdende Seite dazu durch eine Zunahme ihrer Dehnbarkeit veranlasst würde.

Anknüpfend an diese Entdeckung von Sachs wurde nun bald eine lange Reihe scheinbar sehr verschiedenartiger Erscheinungen geprüft, und viele als Wachsthumserscheinungen erkannt und genauer studirt. So wurden z. B. die Richtungsänderungen der Wurzeln, die Krümmungen horizontal gelegter Grasknoten, die Bewegungen von Ranken und Schlingpflanzen in das neu eröffnete Forschungsgebiet hereingezogen. Bis in die allerletzten Jahre dehnten sich dadurch die Grenzen dieses Gebietes fortwährend aus.

Gleichzeitig gewannen die Untersuchungen selbst eine sichere Grundlage durch die Ausbildung von feinen und zuverläsigen Beobachtungsmethoden, und durch die Feststellung der wichtigsten empirischen Gesetze des Wachsthums [3]). Diese lehrte uns die Grunderscheinung kennen, wie sie unter künstlich constant gehaltenen äusseren Umständen der Beobachtung zugänglich gemacht werden kann, aber auch die Abweichungen von jenen Regeln beurtheilen, welche uns unter dem wechselnden Einfluss äusserer Agentien gewöhnlich das Wachsthum einer Pflanze darbietet.

Als durch diese Arbeiten ein ausgedehnter Schatz neuer Erfahr-

---

1) S. 497 und ff.

2) Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867.

3) Sachs, Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Langenwachsthums der Internodien. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg, Heft II. 1872, S. 99.

ungen zu Tage gefördert, und inzwischen auch die ältere Literatur kritisch gesichtet war, unternahm es Sachs in der 3. Auflage seines Lehrbuchs der Botanik (1873), die bereits gesicherten Thatsachen und die angeregten Fragen zu einem neuen grossen Abschnitte der Pflanzenphysiologie zusammenzufassen. Seit diesem Augenblicke nimmt die Mechanik des Wachsens eine geradezu hervorragende Stelle unter den Forschungsgebieten der neueren Pflanzenphysiologie ein, und steigt mit jedem Jahre die Zahl derer, die sich an der Lösung ihrer Aufgabe betheiligen.

Was der erwähnten Sachs'schen Bearbeitung dieses Kapitels aber den meisten Werth gibt, ist das Streben des Verfassers, die anscheinend so sehr verschiedenartigen Erscheinungen unter bestimmte, klare, gemeinschaftliche Gesichtspunkte zu bringen, und so die Grundlage für eine Theorie des Wachsthums zu legen.

Dieses Streben prägt der ganzen Abhandlung ihren eigenthümlichen Charakter auf. Als oberstes Prinzip stellt Sachs die Wechselwirkung zwischen Turgor und Intussusception auf. Die Ausdehnung der Zellwände durch diesen Turgor beschleunigt die Einlagerung neuer fester Theilchen zwischen den bereits vorhandenen Molecülen der Zellhaut [1]) diese Einlagerung ermöglicht ihrerseits eine weitere Turgorausdehnung. Wie wichtig dieser Turgor für das Wachsthum ist, geht am klarsten daraus hervor, dass er eine ganz allgemeine Eigenschaft wachsender Pflanzentheile ist. Auf der Turgorausdehnung beruht ja, wie Sachs zeigte, das frische Aussehen, die Straffheit der jungen saftreichen Organe. Bis dahin hatte man die Imbibition der Zellhäute mit Wasser als die Ursache der Steifheit frischer Pflanzentheile betrachtet. Aber diese von Hofmeister aufge-

---

1) „Nach der von mir aufgestellten Theorie ist eine wesentliche Bedingung des Wachsens der Zelle der hydrostatische Druck, den der durch Endosmose sich mehrende Zellsaft auf die dehnbare Haut ausübt; indem die so gedehnte Haut neue Substanz zwischen ihre Molecüle einlagert, wächst sie;....... jede Ursache, welche die Turgescenz der Zelle steigert, wird ihr Wachsthum fördern, jede, die sie hindert, wird ihr Wachsthum verlangsamen können." Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., S. 852. Wenn aber Sachs an einer anderen Stelle diesen Satz so auffasst, dass durch die passive Dehnung der Zellhäute, welche der Turgor bewirkt, „die vollständig durchtränkte Zellhaut erst *befähigt* wird, in den Flächenrichtungen neue Substanz einzulagern" (l. c. S. 773), so geht er hierin nach meiner Ansicht zu weit. Eine solche Auffassung würde eine spätere Vereinigung der vom Turgor unabhängigen Wachsthumserscheinungen (z. B. das Wachsthum der Stärkekörner) mit den vom Turgor beeinflussten in hohem Grade erschweren.

stellte und damals fast allgemein angenommene 1) Hypothese musste bald der neuen Auffassung weichen.

Damit war aber dem neu eröffneten Forschungsgebiete eine sehr bestimmte Richtung angewiesen. Unter dem Einflusse der Sachs-schen Theorie traten die vom Turgor beeinflussten Wachsthumserscheinungen in den Vordergrund. Wachsthumsvorgänge, welche zur Turgescenz offenbar in keiner Beziehung stehen, wurden nur gelegentlich erwähnt, nicht aber zum eigentlichen Gegenstande der Untersuchung gemacht. So z. B. das Dickenwachsthum der Zellhäute, das Wachsthum der Chlorophyllkörner, der Stärkekörner und anderer Gebilde des Zelleninhaltes. Auf der anderen Seite beschränkten sich die Untersuchungen nicht ausschliesslich auf das Längenwachsthum. Auch auf andere Erscheinungen wurden sie ausgedehnt, sobald diese nur klare Beziehung zum Turgor erkennen lassen, oder doch an turgescenten Organen vor sich gehen, so z. B. das cambiale Dickenwachsthum 2), ja sogar die periodischen und Reizbewegungen ausgewachsener Organe werden mit hereingezogen 3). Man sieht, dass die ganze jetzige Forschungsrichtung auf diesem Gebiete von dem erwähnten Prinzipe beherrscht ist. Die Mechanik des Wachsens erforscht jetzt weniger die sämmtlichen Wachsthumserscheinungen, als wohl die sämmtlichen Processe, welche unter dem Einflusse des Turgors vor sich gehen.

Bei dieser Sachlage muss es nun Jedem auffallen, dass bei all' diesen Arbeiten doch gerade der Knotenpunkt, um den sich sozusagen Alles dreht, nur sehr beiläufig behandelt, ja fast gänzlich vernachlässigt worden ist. Der Turgor selbst wurde bisher noch kaum zum Gegenstande einer eingehenden Untersuchung gemacht. Wie gross dieser ist, wie gross die Kraft ist, welche die Zellinhalte auf die gespannten Zellhäute ausüben; wie stark durch sie die Zellwände factisch ausgedehnt sind, und welche Aenderungen alle diese Grössen von der frühesten Jugend einer Zelle an mit zunehmendem Alter erfahren; diese und ähnliche Fragen wurden bisher noch gar nicht beantwortet, ja selbst nicht einmal ernstlich in Angriff genommen. Und doch leuchtet es ein, dass eine mechanische Wachs-

---

1) Sie wurde auch von mir in meinen ersten Arbeiten über dieses Thema angenommen; Siehe oben S. 1—85.

2) *Archives Néerlandaises* XI, 1876, S. 1—51.

3) Pfeffer. Physiologische Untersuchungen 1873. Idem. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane 1875.

thumstheorie, deren oberstes Prinzip die Wechselwirkung zwischen Turgor und Intussusception ist, die Beantwortung der angeregten Frage in erster Linie erfordert!

Fragen wir, wie es kommen mag, dass grade dieses Thema vernachlässigt wurde, so wird es wohl nicht schwer sein, darauf die Antwort zu finden. Offenbar war es der Mangel an einer brauchbaren und zuverlässigen Methode. Denn die bisher üblichen Methoden reichten zwar aus, um die Existenz des Turgors zu beweisen, mehr zu leisten vermochten sie aber nicht. Nur in einem Falle gelang es, trotz der Unvollkommenheit jener Methoden, einen wichtigen Satz aufzufinden. Durch Messung der Verkürzung, welche die Partialzonen wachsender Sprosse beim Welken erleiden, zeigte ich, dass in solchen Sprossen die Stelle der grössten Turgorausdehnung mit dem Maximum der Partialzuwachse, also mit dem Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit zusammenfällt[1]). Einer weiteren Anwendung zeigte sich aber auch diese Methode des Welkens nicht fähig.

Aus diesen Erörterungen glaube ich folgern zu dürfen, dass die Begründung einer zuverlässigen Methode zur Erforschung des Turgors eine wesentliche Bedingung für den Aufbau der mechanischen Wachsthumstheorie ist.

Aber noch in einer anderen, sehr wichtigen Hinsicht ist dies der Fall. Bei den meisten Wachsthumsuntersuchungen werden nur die äusserlich sichtbaren Verlängerungen gemessen. Nun ist es aber einleuchtend, dass eine auf diese Weise ermittelte Verlängerung nicht unbedingt auf Wachsthum durch Intussusception zu beruhen braucht. Vielmehr muss jede Längenzunahme, welche ein Organ durch einfache Erhöhung des Turgors, also durch vermehrte Ausdehnung der Zellwände erfährt, nach der bisherigen Methode gleichfalls als Streckung betrachtet werden. Und wenn nun auch eine solche Erhöhung des Turgors für gewöhnlich wohl auch eine Beschleunigung des Wachsthums zur Folge haben wird, so ist es doch für eine genaue Einsicht in die Erscheinungen wünschenswerth, beide Arten der Streckung experimentell trennen zu können.

Umgekehrt kann Längenwachsthum durch Intussusception ohne äuserlich messbare Verlängerung vor sich gehen. Dieser Fall, der meines Wissens bisher fast nie beachtet worden ist, scheint in der Natur ganz allgemein vorzukommen. Jede turgescente Sprosszelle

1) Siehe oben S. 271.

muss diesen Zustand durchmachen, bevor sie den ausgewachsenen Zustand erreicht. Denn sie verliert ihre Turgorausdehnung, ohne sich zu verkürzen. Um ebenso viel, als diese Ausdehnung betrug, muss sie also durch Intussusception wachsen, ohne dass man es bei den gewöhnlichen Messungen wird bemerken können. Und dass diese Grösse eine nicht unansehnliche ist, wird sich im Verlaufe dieser Abhandlung zeigen.

Man sieht hieraus, dass äusserlich gemessene Längenänderungen nicht immer und ohne Weiteres auf die Anwesenheit von wirklichem Wachsthum zu schliessen erlauben, und dass ebenso wenig der Mangel einer messbaren Verlängerung immer ein Beweis für Abwesenheit von Wachsthum ist. Dem entsprechend ist auch die Grösse einer Verlängerung nicht ohne Weiteres ein Maass für das Wachsthum durch Intussusception. Solches ist offenbar nur dann der Fall, wenn Aenderungen des Turgors ausgeschlossen sind[1]. Wo die Natur der Versuche ein Ausschliessen von Turgorschwankungen geradezu unmöglich macht, da wird man jedesmal den Antheil bestimmen müssen, den eben diese Schwankungen an den gemessenen Längenänderungen haben. In solchen Fällen ist es also wünschenswerth, eine Methode zu besitzen, welche die Grösse der Turgorausdehnung in einem Pflanzenorgane in einfacher Weise zu messen gestattet.

Ein Beispiel möge dies erläutern. Es ist augenblicklich eine Frage von der höchsten Bedeutung für die Mechanik des Wachsthums, welchen Antheil der Turgor und die Intussusception an den als Wachsthumsvorgänge erkannten Krümmungserscheinungen mehrzelliger Organe haben. So bei den heliotropischen und geotropischen Krümmungen, bei den Reizkrümmungen der Ranken[2]. Man hat versucht, diese complicirten Vorgänge aus den ähnlichen Reizkrümmungen zu erklären, welche an einzelligen wachsenden Organen beobachtet werden. Andere haben gemeint, einen besseren Erklärungsgrund in den mehrzelligen ausgewachsenen Blattpolstern zu finden, da diese ebenfalls unter denselben äusseren Einflüssen ähnliche Bewegungen machen. In dem ersterwähnten Falle beruhen die Krümmungen nur auf verschiedenem Wachsthum, in dem letzten nur auf verschieden starker Turgescenz der entgegengesetzten Seiten. In unserem Falle aber, den Krümmungserscheinungen mehrzelliger, wachsender Organe, betheiligen sich daran voraussichtlich

1) Wie z. B. in den grundlegenden Arbeiten von Sachs, cf. Arb. d. Bot. Inst. in Würzb. Heft II. 1872, S. 105.

2) cf. Darwin, Climbing plants 1875, p. 179—182.

sowohl das Wachsthum als der Turgor. Eine genügende Erklärung dieser complicirten Erscheinung aus den beiden erwähnten Ursachen ist bis jetzt noch nicht gegeben worden. Es wird hier also vor allen Dingen eine experimentelle Trennung der Antheile beider Ursachen nothwendig werden, und diese wird voraussichtlich auf dem von mir eingeschlagenen Wege durchzuführen sein.

§ 2.

Wahl der Methode. Die Plasmolyse.

Die von mir befolgte Methode, um den Turgor in lebenden Zellen und ganzen Pflanzentheilen aufzuheben, besteht in der Behandlung dieser Objecte mit starken Salzlösungen. Diese entziehen den darin gebrachten Pflanzentheilen das Wasser, und lassen sie erschlaffen. Die Methode beruht auf einigen früher von mir aufgestellten Sätzen über die Permeabilität des Protoplasma, und über die Beziehung dieser Eigenschaft zum Turgor der Zellen[1]). Ich zeigte, dass lebendiges Protoplasma für zahlreiche, in Wasser lösliche Stoffe nicht oder nur in äusserst geringem Grade permeabel ist, während die Zellhaut diese Stoffe stets leicht durch sich hindurchgehen lässt. Sowohl für einige der im Zellsaft gelösten Körper, als für künstliche, von aussen eindringende Salzlösungen lieferte ich diesen Beweis. Ich folgerte aus meinen Versuchen, dass diese geringe Permeabilität des Protoplasma, mit andern Worten dieser Widerstand gegen den Durchgang von gelösten Stoffen, bei der Turgescenz eine sehr wichtige Rolle spiele, ja für das Zustandekommen des Turgors geradezu eine unerlässliche Bedingung sei. Denn da die Zellhaut für die gelösten Stoffe des Zellsaftes leicht pemeabel ist, so müssten diese unter dem Druck der gespannten Haut hinausgepresst, durch die Haut hindurch filtrirt werden. Eine Spannung könnte also in der Zelle nicht dauernd bestehen. Diese wird erst durch den erwähnten Filtrationswiderstand des protoplasmatischen Wandbelegs ermöglicht [2]).

Aus diesen Sätzen habe ich nun eine Folgerung abgeleitet, welche den Ausgangspunkt für meine Methode bildet. Es ist der Satz, dass turgescente Zellen und Pflanzentheile unter der Einwirkung von starken Salzlösungen nicht nur Wasser verlieren und erschlaf-

1) Siehe oben S. 86.
2) Siehe p. 92.

fen werden, sondern sich dabei auch so lange verkleinern müssen, bis sie ihren Turgor völlig verloren haben. Diesen Satz werde ich in der vorliegenden Abhandlung experimentell zu beweisen und allseitig zu beleuchten haben. Ist seine Richtigkeit einmal zugegeben, so kann die Methode ohne Weiteres abgeleitet werden. Man bringt die Pflanzentheile, in geeigneter Weise vorbereitet, in die Salzlösung; indem diese in sie eindringt, verlieren sie ihren Turgor. Die Vergleichung der Eigenschaften der Versuchsobjecte vor und nach der Operation kann uns also unter gewissen Rücksichten die gewünschte Aufklärung geben. Nach unserem ersten Paragraphen ist als einer der wichtigsten Punkte dabei hervorzuheben, dass die Vergleichung der Länge des Organs vor und nach der Operation, mit andern Worten die Verkürzung, welche das Organ in der Salzlösung erleidet, das genaue Maass für den Antheil ist, welchen die Turgorausdehnung vorher an der Länge des Organes hatte.

Die Anwendung hoch-concentrirter Salzlösungen mag für manchen Leser auf den ersten Blick etwas Befremdendes haben [1]) Denn leider ist das Studium der Einwirkung von Salzlösungen auf lebendige Pflanzenzellen, seit den bahnbrechenden Arbeiten von Pringsheim [2]) und Nägeli [3]), fast ganz verlassen worden. Ja, die von ihnen erlangten Resultate sind stellenweise derart vergessen worden, dass man starke Salzlösungen oft geradezu als tödtliche Gifte bezeichnen hört! [4]). Diese Sachlage hat mich veranlasst, gerade diesen Theil meiner Arbeit mit besonderer Ausführlichkeit zu behandeln.

Die vorliegende Abhandlung hat nun die vorgeschlagene Methode wenigstens in ihren wichtigsten Zügen auszuarbeiten. Sie hat zunächst die oben aufgestellten Hauptsätze, dass Salzlösungen den Turgor wachsender Pflanzentheile völlig aufheben können, und dass die Verkürzung dieser dabei das Maass ihrer vorherigen Turgorausdehnung ist, experimentell zu beweisen. Sie hat ferner die der Methode etwa entgegenstehenden Auffassungen und Schwierigkeiten zu beseitigen. Da ich in den folgenden Abschnitten jede einzelne, zu beantwortende Frage für sich abhandeln werde, und den

---

1) Vergl. Hofmeister, Die Pflanzenzelle. S. 11, 15.

2) Pringsheim, Bau und Bildung der Pflanzenzelle, Berlin 1854.

3) Nägeli, Primordialschlauch, in dessen Pflanzenphys. Unters. Heft I 1855, S. 1.

4) Für die Unschädlichkeit der Einwirkung hoch-concentrirter, z. B. zehnprocentiger Salzlösungen auf lebendes Plasma sprechen auch manche Erfahrungen in der Thierphysiologie. Vergl. z. B. L. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, Berlin 1867, S. 77.

meisten eingehende Detailuntersuchungen widmen muss, werde ich dort nur selten Gelegenheit haben, die Beziehungen dieser Untertheile zu einander und zum Ganzen zu besprechen.

Für das klare Verständniss dieser verschiedenen Abtheilungen wird es also zweckmässig sein, wenn ich diesen Zusammenhang vorher darzulegen versuche.

Ausgangspunkt für meine Untersuchungen bildet die bekannte Einwirkung wasserentziehender Mittel auf Pflanzenzellen. Concentrirte Lösungen von Zucker oder Glycerin entziehen den Zellen das Wasser des Zellsaftes, welches durch den protoplasmatischen Wandbeleg und durch die Zellhaut hindurch in die umgebende Lösung übertritt. Ist diese Lösung stark genug, so fängt nach einiger Zeit das Protoplasma an, sich an einzelnen Stellen, meist an den Ecken, von der Zellhaut zurückzuziehen, und je nach der Concentration der Lösung und der Dauer der Einwirkung kann dies so weit gehen, dass das Protoplasma schliesslich als eine den Zellsaft umschliessende Hohlkugel, allseitig frei, im Zelllumen liegt. Der Raum zwischen ihm und der Zellhaut ist dann von der eingedrungenen Lösung erfüllt.

Diese Erscheinungen sind allgemein bekannt; ihre Bedeutung ist aber bis jetzt übersehen worden. Diese ergibt sich aus dem von mir aufgestellten Satze, dass es der bedeutende Filtrationswiderstand des protoplasmatischen Wandbelegs ist, der eine so starke Wassereinsaugung durch den Zellsaft ermöglicht, dass ein hoher hydrostatischer Druck entsteht, welchem nun die Spannung der Zellhaut das Gleichgewicht hält. Daraus folgt, dass nach der Ablösung des Protoplasma von der Zellwand in einer Zelle kein Turgor bestehen kann, und dass die Zellwand also durch diesen Process in den ungespannten Zustand zurückgeführt wird. Nehmen wir nun als Beispiel eine cylindrische Zelle, und berücksichtigen wir nur die Aenderungen ihrer Länge. Diese wird nun offenbar im ungespannten Zustande genau so viel kürzer als im frischen Zustande sein, als sie vorher vom Turgor ausgedehnt war. Die Vergleichung der Länge vor und nach dem Versuche lehrt uns also die Grösse der Ausdehnung durch Turgor kennen.

Die Richtigkeit dieser Schlussfolgerungen werde ich nun experimentell zu beweisen und ihre Tragweite allseitig zu beleuchten haben, um dadurch die theoretische Grundlage meiner Methode über allen Zweifel zu erheben.

Die bereits mehrfach erwähnte Erscheinung der Ablösung des Protoplasma ist für meine Methode von solcher Wichtigkeit, dass

ich überall auf sie werde zurückgehen müssen. Um dabei die etwas weitschweifige Umschreibung nicht jedesmal wiederholen zu müssen, will ich sie mit einem einfachen Namen belegen. Ich wähle hierzu das Wort *Plasmolyse* und bezeichne damit also die Ablösung des lebenden Protoplasma von der Zellwand durch wasserentziehende Mittel. Dieser Bezeichnung entsprechend werde ich Zellen, in denen der protoplasmatische Wandbeleg allseitig oder auch nur stellenweise von der Wand abgelöst ist, *plasmolytisch* nennen. Es lässt sich dadurch der oben angedeutete, von mir zu beweisende Satz auch so fassen, dass in einer plasmolytischen Zelle kein Turgor möglich ist.

Ich übertrage nun die obige Betrachtung von der einzelnen Zelle auf ganze wachsende Pflanzentheile. Sind diese dünn genug, so können sie ohne weitere Vorbereitung in die Lösung gebracht werden, andernfalls müssen sie der Länge nach halbirt werden, um der Lösung das Eindringen zu erleichtern. Ist nun die Lösung so weit eingedrungen, dass in allen Zellen sich das Protoplasma von der Wand zurückzieht, so kann nach dem Vorhergehenden in keiner Zelle mehr Turgor bestehen, und also muss nun auch das ganze Organ turgorlos sein. Ebenso wie die einzelne Zelle, nenne ich auch die Pflanzentheile in diesem Zustande plasmolytisch. Es wäre möglich, dass im frischen Zustande die verschiedenen benachbarten Zellen durch den Turgor nicht gleich stark ausgedehnt wären; in diesem Falle werden im plasmolytischen Organe noch Spannungen zwischen den einzelnen Gewebepartien vorhanden sein können. Die Erfahrung lehrte mich, dass diese zwar nicht vollständig fehlen, aber stets sehr geringfügig sind. Jedenfalls aber wird die Verkürzung des Sprosses durch die mittlere Verkürzung seiner Zellen bestimmt sein, und nur diese ist zunächst für uns von Interesse.

Nach diesen Erörterungen folgt fast von selbst, wie die Messungen auszuführen sind. Auf dem zu untersuchenden Spross wird die zu messende Strecke durch zwei feine Tuschestriche markirt, ihre Entfernung genau gemessen. Nachdem jetzt der Spross in die Lösung gebracht worden ist und dort eine constante Länge angenommen hat, wird er wieder gemessen. Die Differenz beider Grössen ist der gesuchte Werth, die Grösse der Turgorausdehnung im frischen Zustande. Wie man sieht, ist die Anwendung meiner Methode eine sehr einfache, und schliesst sie sich direct an die bis jetzt üblichen Messungsmethoden an.

Statt der Lösungen von Zucker oder Glycerin benutze ich Salz-

lösungen [1]). Und da gegenwärtig die erstere zur Ablösung des Protoplasma von der Zellwand allgemein gebräuchlich sind, die Salzlösungen aber fast von Niemandem benutzt werden, will ich hier kurz ihre Vorzüge angeben.

Der erste und wichtigste Vorzug ist ihre viel grössere Diffusionsgeschwindigkeit. Will man einen Spross in Zuckerlösung plasmolytisch machen, so kann es einen vollen Tag oder noch länger dauern, bis er eine constante Länge angenommen hat, in Lösungen von Kochsalz oder Salpeter bedarf es hierzu meist nur weniger Stunden. Die Versuchsdauer ist bei der Anwendung von Salzlösungen also viel kürzer, was nicht nur ein viel bequemeres, sondern auch ein viel sichereres Arbeiten mit sich führt. Unser Abschnitt über die Zeit, welche Sprosse in den Lösungen zubringen können, ohne zu sterben, wird dies deutlich beweisen [2]).

Ein Nachtheil der Zuckerlösungen liegt in ihrem grossen osmotischen Aequivalente, mit anderen Worten in dem Umstande, dass für geringe Mengen in die Zelle eindringenden Zuckers grosse Mengen Wassers austreten, was leicht eine Einstülpung der Zellhaut veranlassen kann. Eine solche Einstülpung könnte aber möglicherweise die Länge des Organs unabhängig vom Turgor beeinflussen, ein Punkt, den wir in unserem § 15 näher beleuchten werden.

Einen nicht zu unterschätzenden Vortheil der Salzlösungen erblicke ich auch darin, dass sie in viel geringeren Concentrationen angewandt werden können. Dieses ergibt sich bereits aus meiner oben citirten Arbeit [3]), welche lehrt, dass zur Plasmolyse von Rübenzellen von Chlornatrium- oder Chlorkalium-Lösungen etwa 4%, von Kali- oder Natronsalpeter etwa 6—7% genügen, während die Concentration einer Zuckerlösung mehr als 25% betragen muss, um denselben Zweck zu erreichen. Die Ursache liegt, wie ich damals hervorgehoben habe, darin, dass bei gleicher Concentration die Zuckerlösungen eine viel geringere Anziehung zu Wasser haben, als die Lösungen der obengenannten Salze.

In der praktischen Anwendung bieten die Salzlösungen noch andere Vorzüge, welche ich hier aber nicht alle aufzählen kann.

Für die Wahl des Salzes ist es massgebend, zu wissen, dass es

---

1) Dass alle Mittel, welche das Protoplasma von der Zellwand ablösen, es aber gleichzeitig tödten, wie z. B. Alkohol, unzulässig sind, braucht wohl kaum bemerkt zu werden.

2) Vergl. den vierten Abschnitt.

3) Siehe oben S. 86.

rasch durch die Zellhaut diffundirt, aber nicht oder nur äusserst langsam und in unbedeutender Menge durch das Protoplasma hindurchgehen kann. Dieser wichtigen Bedingung war durch meine erwähnte Arbeit unter Anderm für Kochsalz und Kalisalpeter genügt; und da diesen Salzen nach Graham's Versuchen eine sehr grosse Diffusionsgeschwindigkeit zukommt, so habe ich mit ihnen weitaus die meisten Versuche angestellt.

Ich verhehle mir nicht, dass sich gegen die praktische Brauchbarkeit und die theoretische Berechtigung der hier vorgeschlagenen plasmolytischen Methode anscheinend schwer wiegende Bedenken anführen lassen. Ja vielleicht wird mancher Leser geneigt sein, sie von vornherein als unzulässig zu betrachten. Ich werde aber versuchen zu zeigen, dass jene Bedenken unbegründet sind, ja zum Theil auf Vorurtheilen beruhen, deren Widerlegung allein schon die darauf verwendete Arbeit lohnen würde. Auf der anderen Seite wird man aber aus dem zweiten Abschnitte dieser Abhandlung ersehen, dass andere Wege nicht zum Ziele führen. Ich habe dort sowohl die bisher üblichen, als andere sich darbietende Methoden geprüft, aber keine brauchbar gefunden. Sollte also die plasmolytische Methode auch nicht so vollständig zuverlässig sein, als ich behaupte, sie wird dennoch die einzige praktisch anwendbare sein.

Die wichtigsten Bedenken gegen meine Methode lassen sich in den beiden folgenden Fragen formuliren:

1) Bleiben die Sprosse in den Salzlösungen lebendig, und können die an solchen Sprossen gemachten Erfahrungen auf die lebendigen Sprosse übertragen werden?
2) Wird die messbare Verkürzung bei der Plasmolyse nur durch die Aufhebung des Turgors verursacht, und haben andere Ursachen (z. B. die Imbibition der Zellhäute) daran keinen Antheil?

Diese beiden Fragen sind von so hervorragender Bedeutung für die richtige Lösung unserer Aufgabe, dass ich sie durch besondere experimentelle Untersuchungen beantwortet habe (Abschnitte IV und V). Die Behandlung der zweiten Frage ist nur auf dem Wege des Experimentes möglich; in Bezug auf die erstere möchte ich hier aber noch einige allgemeinere Bemerkungen hinzufügen.

Es ist eine sehr verbreitete, irrthümliche Ansicht, dass concentrirte Salzlösungen (z. B. eine Kochsalzlösung von 10—20%) für das Leben der Pflanzenzellen gefährlich seien. Viele halten dafür, dass eine Zelle bereits todt ist, sobald das Protoplasma nur von der Zellhaut abgelöst oder, wie man es häufig nennt, contrahirt

worden ist. Andere geben zu, dass eine Zelle zwar in diesem Zustande noch nicht wirklich todt ist, behaupten aber, dass das einmal abgelöste Protoplasma sich nie wieder in normaler Weise an die Zellwand anlegen kann, dass also die Zellen doch in Folge der Operation nothwendig sterben müssen.

Die Unrichtigkeit dieser Meinungen habe ich bereits in der mehrfach erwähnten Arbeit für ausgewachsene Zellen dargethan; da aber junge Zellen gegen äussere Eingriffe im Allgemeinen empfindlicher sind als alte, so werde ich bemüht sein, meine früheren Experimente jetzt an wachsenden Zellen zu wiederholen und neue Beweise für meine Behauptung mitzutheilen.

In dem allgemein verbreiteten Widerwillen gegen die Anwendung von concentrirten Salzlösungen bei pflanzenphysiologischen Untersuchungen erblicke ich die Ursache, weshalb die von mir vorgeschlagene Methode bis jetzt noch nicht versucht wurde. Ich meinerseits habe von der Benutzung solcher Lösungen für die Beantwortung der verschiedensten Fragen seit nunmehr sechs Jahren immer nur günstige Resultate, erhalten, und kann sie also jedem Physiologen und Mikroskopiker dringend empfehlen.

In Bezug auf die praktische Brauchbarkeit hoffe ich, dass meine mit dieser Methode durchgeführte Untersuchung über die Grösse der Turgorausdehnung in wachsenden Sprossen die gewünschte Auskunft geben wird. Dass die Sprosse im plasmolytischen Zustande noch zu weiteren Versuchen anwendbar sind, dürften meine mit ihnen angestellten Dehnungsversuche beweisen 1). Auch hoffe ich, dass mir die Gelegenheit nicht fehlen wird, selbst die Methode auf die Lösung anderer wichtiger Fragen anzuwenden.

II. Kritik der bisher üblichen Methoden.

§ 3.

Das Oeffnen der Zellen.

Bekanntlich hat Hofmeister 2) diese Methode angewandt gelegentlich seiner Behauptung, dass die Gewebespannung auf den Imbibitionserscheinungen der Zellhäute, nicht auf der Spannung zwi-

---

1) Vergl. die zweite Abhandlung dieses Heftes.

2) Hofmeister, Ueber die Beugung saftreicher Pflanzentheile durch Erschütterung; Ber. der K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1859, p. 194.

schen Zellinhalt und Haut beruhe. Er stellte aus den zu untersuchenden Geweben Schnitte dar, deren Dicke weniger als der mittlere Durchmesser einer der das Gewebe zusammensetzenden Zellen betrug; in diesen waren dann alle Zellen geöffnet, und eine Spannung zwischen Zellinhalt und Haut konnte nicht mehr bestehen. Es kamen dabei Spannungen zwischen den Zellhäuten verschiedenartiger Zellen und Gewebepartien zur Beobachtung, und diese wurden von Hofmeister zur Grundlage seiner Theorie der Gewebespannung gemacht.

Ohne in eine Kritik der Berechtigung dieser jetzt ohnehin verlassenen Theorie eingehen zu wollen, will ich einen Punkt hervorheben, der uns hier direct interessirt. Die Zellhäute wurden nur in den fertigen Schnitten untersucht, eine Vergleichung ihres neuen Zustandes, mit ihrem Verhalten in dem lebendigen Pflanzentheile wurde nicht vorgenommen. Die Herstellung der Schnitte war mühsam und zeitraubend; sie über grössere, vorher gemessene Strecken des Pflanzentheils auszudehnen, war geradezu unmöglich. Dadurch musste die bedeutende Verkürzung, welche wachsende Zellhäute bei der Vernichtung des Turgors erfahren, unbemerkt bleiben. Und gerade dieser Umstand macht die Methode für eine ausgedehnte Anwendung auf unsere Fragen unbrauchbar. Dazu kommt, dass die Operation bei grosszelligen Gewebepartien mit Mühe ausführbar ist, bei den allerjüngsten, sich bereits streckenden Theilen eines Sprosses und ebenso bei den jungen Gefässbündeln wegen der Kleinheit der Zellen wohl gar nicht gelingen wird. Auch würde die von uns gestellte Aufgabe die Herstellung grosser, makroskopisch leicht messbarer Schnitte erfordern, was in den zuletzt genannten Fällen zu kaum überwindlichen Schwierigkeiten führen würde.

Diese Bemerkungen werden zeigen, dass das Oeffnen der Zellen nicht geeignet ist, eine Methode zur ausführlichen Untersuchung der Turgorerscheinungen zu begründen.

§ 4.

Die Verkürzung beim Welken.

Diese Methode wurde von Sachs [1]) benutzt, um zu zeigen, dass wachsende Wurzelspitzen durch den Turgor ausgedehnt sind und

1) Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. Bot. Inst. in Würzb. III. 1873, S. 396.

dem entsprechend sich bei Wasserverlust verkürzen. Er liess Wurzeln von *Pisium*, *Faba* u. A. während 10—30 Minuten an der Luft verdunsten und mass dabei die Verkürzung der einzelnen Partialzonen an vorher aufgetragenen Marken. Er fand, dass eine Verkürzung von 3—5% sehr gewöhnlich vorkam, ohne dem Leben der Wurzeln zu schaden. Ja in einem Falle verkürzte sich die jüngste 10 Mm. lange Partialzone einer Wurzel von *Pisum sativum* um 12%, ohne die Fähigkeit zu verlieren, sich nachher in Wasser wieder auszudehnen und weiter zu wachsen.

Ein Jahr später benutzte ich dieselbe Methode, um die Stelle aufzufinden, an der in wachsenden Sprossen das Maximum der Turgorausdehnung liegt 1). Ich ging davon aus, dass man von dieser Ausdehnung wenigstens eine annähernde Vorstellung bekommen müsse, wenn man durch Verdunstung den Turgor aufhören lässt und die Zusammenziehung der einzelnen Abtheilungen des Sprosses während der Verdunstung, also beim Welken, beobachtet. Es stellte sich heraus, dass, wenn man vorher völlig turgescent gemachte Sprosse welken lässt, diese sich in ihren verschiedenen Partialzonen ungleich stark verkürzen. Und zwar ist die Verkürzung in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse am grössten. Aus diesen Versuchen, welche ich später mehrfach und stets mit demselben Resultate wiederholte, folgerte ich, dass die Stelle der grössten, durch den Turgor verursachten Dehnung der Zellhäute wenigstens annährend mit der Stelle des raschesten Wachsthums zusammenfällt.

Zahlreiche, nach meiner neuen Methode angestellte Versuche haben diese Folgerung nur bestätigt.

Mit diesen Resultaten scheint mir aber die Leistungsfähigkeit der Methode des Welkens erschöpft zu sein. Denn sobald es darauf ankommt zu wissen, wie gross die Turgorausdehnung ist, lässt sie uns im Stich. Absolute Werthe sind mit ihrer Hülfe nicht zu erreichen. Es ist nicht möglich, bei einem welkenden Organe den Augenblick anzugeben, in welchem der Turgor zwar vollständig aufgehoben ist und die Zellhäute völlig spannungslos sind, aber in welchem noch keine weitere Verkürzung stattgefunden hat. Denn die Zusammenziehung eines welkenden Organes ist nicht etwa beendigt, sobald die Häute von aller Spannung befreit sind, sondern sie dauert auch nachher stetig fort. An saftigen Pflanzentheilen treten dabei

1) Sie oben S. 271.

äusserlich Runzelungen und Torsionen auf, und nicht eher hört die Verkürzung auf, als bis das Organ völlig ausgetrocknet ist. Dabei aber verkürzen sich junge, noch wachsende Organe um so ansehnliche Procenttheile ihrer Länge, dass es vollständig unmöglich ist, diese ganze Verkürzung einfach dem Verluste des Turgors zuzuschreiben.

Einige Beispiele mögen dies erläutern. Ich wähle dazu einige Beobachtungen an jungen Blüthenstielen, deren Blüthenknospen sich noch nicht geöffnet hatten und an denen eine bedeutende Strecke noch im Wachsthum begriffen war. Nachdem sie von den Pflanzen abgeschnitten waren, wurde die jüngste, 20 Mm. lange Strecke durch zwei feine Tuschestriche markirt und sodann die Objecte in trockener Luft der freien Verdunstung ausgesetzt. Nach 3—4 Tagen, als sie völlig ausgetrocknet waren, wurden die Entfernungen der Marken von Neuem gemessen. Ich beobachtete z. B. folgende Verkürzungen:

Thrincia hispida	20—25 %
Agrostemma Githago	25—30 %
Scabiosa Gramuntia.	30—35 %
Froelichia floridana.	20—24 %

Waren die wachsenden Strecken lang, wie bei *Thrincia* und *Froelichia*, so war die Verkürzung häufig über 80—100 Mm. eine ebenso oder doch fast ebenso ansehnliche. Die älteren, noch wachsenden Theile, sowie die bereits ausgewachsenen verkürzten sich aber viel weniger oder auch gar nicht.

Controlleversuche nach der plasmolytischen Methode lehrten, dass man für diese und ähnliche Sprosse höchstens eine Turgorausdehnung von 10—15% annehmen kann.

Es wäre immerhin noch denkbar, dass sich das Welken dennoch für die Messung der Turgorausdehnung eignete. Denn es muss offenbar während des Welkens eines Organes einen Moment geben, wo der Turgor völlig aufgehoben ist und die weitere Verkürzung (das Vertrocknen könnte man sagen) noch nicht angefangen hat. Wäre es möglich, diesen Moment zu bestimmen, so würde man die Turgorausdehnung nach dieser Methode messen können. Ich habe deshalb die oben erwähnten Blüthenstiele von Anfang des Versuchs an täglich einige Male gemessen; irgend eine Veränderung im Gange der Verkürzung, welche auf einen solchen Moment hätte hindeuten können, habe ich dabei nicht beobachtet. Auch ist es sehr fraglich, ob dieser Punkt in allen Zonen gleichzeitig eintreten würde.

Fassen wir nun die Resultate dieser Auseinandersetzung kurz zu-

sammen, so sehen wir, dass die Verkürzung beim Welken viel ansehnlicher sein kann, als der alleinigen Aufhebung des Turgors entspricht, und dass sie bis zum Vertrocknen stetig fortschreitet, ohne dass je irgend eine Aenderung im Gange der Verkürzung wahrzunehmen wäre, welche uns den Zustand mit genau aufgehobenem Turgor, aber ohne weitere Verkürzung anzeigt. Hieraus folgt u. A. in Bezug auf die oben mitgetheilten Zahlen aus Sachs' Untersuchung, dass es sich ohne Weiteres nicht entscheiden lässt, ob sie dem wirklichen Werthe der Turgorausdehnung entsprechen, oder ob sie grösser oder kleiner als dieser sind.

Die Methode des Welkens ist also überall unbrauchbar, wo man absolute Werthe zu erhalten wünscht. Nur bei vergleichenden Versuchen kann sie unter Umständen Dienste leisten. Ich werde sie gelegentlich zur Controlle der nach anderer Methode gewonnenen Ergebnisse benutzen.

§ 5.

Die Verkürzung beim Tode des Protoplasma.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass turgescente Pflanzentheile, wenn sie durch irgend eine Ursache getödtet werden, ihre Turgescenz dabei verlieren und mehr oder weniger schlaff werden. Gekochte und erfrorene Pflanzen liefern hiervon schöne Beispiele. Der Verlust der Steifheit beruht darauf, dass ein Theil des Zellsaftes durch die getödteten Zellwandungen austritt, und dass somit die Spannung der Häute aufhört. Diese Thatsache wurde für das Erfrieren zuerst ausführlich durch Sachs 1) klargelegt. Durch diese Arbeit sehe ich mich veranlasst, die Frage aufzustellen, ob vielleicht nicht hierin ein Mittel zu finden sei, die Turgorausdehnung messend zu studiren? Es war doch einleuchtend, das in erfrorenen Pflanzentheilen keine Spur von Turgor mehr bestehen kann, und es schien danach, dass die Verkürzung beim Erfrieren als ein Maass für die vorherige Turgorausdehnung benutzt werden könnte. Aber die Erwägung der Möglichkeit, dass beim Erfrieren auch die Zellhäute in ihrem molecularen Bau und also vielleicht auch in ihrer Grösse geändert wären, liess mich auf diese Absicht verzichten. Ich

1) Sachs, Ber. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860, p. 1. Dass beim Tode durch eine zu hohe Temperatur die Veränderungen dieselben sind, zeigte ich in meiner Abhandlung „Sur la mort des cellules végétales par l'effet d'une température élevée". Siehe S. 95.

wandte mich zu der oberen Temperaturgrenze der Vegetation, und diese bot mir bessere Aussichten.

Aus einer grundlegenden Arbeit von Sachs [1]) wissen wir, dass Pflanzen und Pflanzentheile in Wasser bei etwa 45°, in Luft bei etwa 50° C. sterben. Ich habe diese Versuche für eine lange Reihe der verschiedenartigsten Pflanzen und Pflanzentheile wiederholt und überall annähernd denselben Werth für diese Grenze gefunden [2]). Nur zeigte sich, dass je nach dem Alter und je nach der Natur des Organes geringe Unterschiede in dieser Grenze auftraten, welche häufig einige Grade betrugen. Will man also sicher sein, dass ein Pflanzentheil durch die angewandte Temperatur völlig getödtet werden wird, so empfiehlt es sich, diese stets einige Grade höher zu wählen als die mittlere Grenze für das Pflanzenreich.

Zwischen der Temperatur des kochenden Wassers und der tiefsten, bereits tödtlichen Temperatur liegt ein so bedeutender Abstand, dass man von vornherein erwarten darf, dass die Wirkung dieser beiden Temperaturen nicht einfach vollständig sein wird. Dieser Erwartung entspricht die Erfahrung. So sind z. B. gekochte Pflanzentheile meist sehr viel schlaffer als solche, welche nur unbedeutend über ihre obere Temperaturgrenze hinaus erwärmt worden sind. Aus diesen und anderen Gründen empfiehlt es sich für unsere Zwecke, die Pflanzen nicht zu kochen, sondern sie nur so weit zu erwärmen, dass man sicher sein kann, dass alle Zellen getödtet sein müssen. Ich wählte eine Erwärmung von etwa 5 Minuten in Wasser von 60° C.

Erfahren nun die Zellhäute bei dieser Operation keine Aenderung in ihrem molecularen Bau? Diese Frage, welche für unsere Untersuchung von so hoher Wichtigkeit ist, lässt sich leider nicht definitiv beantworten. Nach der herrschenden Meinung wäre sie entschieden zu bejahen; nach meinen bisherigen Erfahrungen bin ich aber geneigt anzunehmen, dass dafür kein einziger stichhaltiger Grund vorliegt [3]). Mir scheint, dass bei der Ueberschreitung der

---

1) Sachs, Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation, Flora. 1869, p. 5.

2) Siehe oben S. 8 u. 81.

3) Die von Hofmeister (z. B. Die Pflanzenzelle, S. 11) aufgestellten Argumente haben ihren Werth verloren durch den von Sachs gelieferten Nachweis, dass bei der Steifheit wachsender Pflanzentheile die Imbibition der Zellhäute nur eine untergeordnete Rolle spielt. Vergl. hierüber den Schluss unseres § 7.

Temperaturgrenze des Lebens die Zellhäute wenigstens zunächst keine merkliche Veränderung in ihrem Baue erleiden. Ich glaube diesen Satz durch eine Reihe von Versuchen bewiesen zu haben, in denen ich zeigte, dass die Temperaturgrenze des Lebens der ganzen Pflanzentheile mit der Lebensgrenze des Protoplasma zusammenfällt, dass aber merkliche Aenderungen der Zellhäute erst bei um einige Grade höheren Temperaturen eintreten [1]). Ich bin jetzt, nachdem die damals von mir gefolgte Hofmeister'sche Theorie der Gewebespannung sich als irrig erwiesen hat, geneigt, die gefundenen Unterschiede in den beiden Temperaturgrenzen noch für zu klein zu halten. Aber die Thatsache, dass die Lebensgrenze für Protoplasma und Zellhaut nicht zusammenfällt, steht jedenfalls fest. Auch scheint mir das Gegentheil a priori so unwahrscheinlich, dass die Behauptung kaum eines ausführlichen experimentellen Beweises bedürfte. Es ist selbstverständlich, dass der Tod des Protoplasma schliesslich auch die Desorganisation der Zellhaut nach sich ziehen muss; meine bisherigen Erfahrungen weisen aber darauf hin, dass diese erst nach einer ziemlich langen Zeit bemerkbar werden wird.

Ich folgere also: Weder theoretische Gründe, noch directe Versuche beweisen bis jetzt, dass bei der Tödtung von Pflanzen durch unbedeutendes Ueberschreiten ihrer oberen Temperaturgrenze die Zellhäute direct alterirt würden. Dieses zugegeben, ist der Versuch berechtigt, aus der Verkürzung wachsender Pflanzentheile bei der Tödtung in Wasser von 60° C. ihre vorherige Turgorausdehnung zu bestimmen.

Untersuchen wir also, wie gross diese Verkürzung ist. Zu diesem Versuche wählte ich dünne, kräftig wachsende Organe, und zwar Blüthenstiele von *Eschscholtzia californica* und *Cephalaria leucantha*, Blattstiele von *Tropaeolum majus* und Ausläufer von *Fragaria grandiflora*. Für die Messungen wurde eine Marke dicht hinter der Endknospe und eine andere in einer bestimmten Entfernung mit Tusche aufgetragen. Dann wurden die Sprosse in Wasser von 60° C. während fünf Minuten gehalten und daraus in kaltes Wasser übergebracht. Von Zeit zu Zeit wurden sie gemessen. In der folgenden Zusammenstellung theile ich aus mehreren für jede Art nur einen Versuch mit.

---

1) Siehe S. 95.

Entfernung der Marken in Millimetern	Eschscholtzia	Cephalaria	Tropaeolum	Fragaria
vor der Tödtung	70.0	100.0	80.0	100.0
3/4 Stunden nachher	67.2	94.8	76.6	99.0
2 - -	66.7	94.2	76.1	98.6
4 - -	66.1	93.9	75.5	98.4
7 - -	65.9	93.8	75.2	98.3
10 1/2 - -	65.8	93.7	75.2	98.3
22 - -	65.7	93.6	75.1	98.2

Die Tabelle lehrt uns, dass die Verkürzung im Anfange sehr bedeutend ist, dann aber bald abnimmt und nach 10 Stunden bereits so gering ist, dass sie in weiteren 12 Stunden die Grenze der Beobachtungsfehler (0.1 Mm.) nicht mehr überschreitet.

Versuche mit anderen Arten bestätigten dieses Resultat; stets dauert es geraume Zeit, bis die getödteten Zweige eine constante Länge erreichen. Die Ursache davon ergibt sich leicht aus der von mir aufgestellten Theorie über den Antheil der Permeabilität des Protoplasma an dem Turgor [1]). Bei der Tödtung wird der Filtrationswiderstand des Protoplasma vernichtet, indem dieses stribt. Der Zellsaft kann nun durch die Haut austreten, und wird dazu durch den Druck, den diese Haut auf ihn ausübt, gezwungen. Indem der Zellsaft austritt, zieht die Haut sich elastisch zusammen, das Organ wird kürzer. Bald erfüllt der Zellsaft die Intercellularräume, wodurch ein Widerstand gegen die weitere Verkürzung geboren wird, indem nun die Elasticität der Häute das Wasser aus dem ganzen Organe hinauspressen muss. Da aber die Infiltration gleich während des Aufenthaltes im warmen Wasser stattfand und die Verkürzung mehrere Stunden nachher fortschreitet, so dürfen wir annehmen, dass sie nicht eher definitiv aufhört, bis auch die letzten Spuren der Spannung der Zellhäute durch den Zellinhalt verschwunden sind. Nach 10 Stunden hatten die Sprosse also annähernd die Länge, welche dem turgorlosen Zustande entspricht. Die Grösse der Turgorausdehnung im lebenden Zustande musste also betragen für

Eschscholtzia	4.3	Mm.
Cephalaria	6.4	-
Tropaeolum	4.9	-
Fragaria	1.8	-

---

1) Vergl. oben S. 367.

In derselben Weise fand ich die Verkürzung einer 100 Mm. langen Strecke für

Blattstiele von *Malva parviflora*	. . . . .	3.2 Mm.
Blüthenstiele von *Froelichia floridana*	. .	6.0 -
- von *Plantago amplexicaulis*	.	7.5 -

Wollte man diese Werthe in Procente umrechnen, so würde man die Verkürzung meist etwas zu klein finden, weil die Turgorausdehnung sich nicht immer über die ganze Strecke zwischen den beiden Marken erstreckte. Dieses lehrten mich Versuche, in denen die zu untersuchende Strecke durch Marken in Partialzonen von je 20 Mm. eingetheilt war.

Der langsame Verlauf der Verkürzung würde bei einer praktischen Anwendung dieser Methode nicht unerhebliche Unbequemlichkeiten bieten. Denn erstens wird dadurch die Dauer der Versuche eine sehr lange, so dass der Einfluss einer Desorganisation der Zellhäute in Folge des Absterbens des Protoplasma immer mehr zu befürchten ist. Aber abgesehen davon ist es sehr schwierig, den Zeitpunkt zu bestimmen, wann die constante Länge erreicht ist, denn offenbar ist in obigem Versuche die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass auch nach 22 Stunden noch eine geringe Verkürzung (z. B. von 0.1 Mm. in den 12 Stunden) stattfindet.

Diese Schwierigkeiten lassen sich bei geschickter Einrichtung der Versuche beseitigen. Anders steht es mit der principiellen Schwierigkeit, dass das Intactbleiben der Zellhäute bei der Erwärmung auf 60° C. zwar sehr wahrscheinlich, aber dennoch nicht bewiesen ist. Dieser Umstand allein würde die Verwerthung aller nach dieser Methode erlangten Resultate für die Kenntniss der Eigenschaften lebender Pflanzentheile immer höchstens als wahrscheinlich, nie aber als bewiesen erscheinen lassen. Deshalb wird sie zur selbständigen Beantwortung von Fragen wohl nur selten benutzt werden können. Wohl aber wird man sie zur Controlle oder zur Bestätigung anderweitig gewonnener Resultate brauchen können. Auch in Verbindung mit diesen werden wir sie im Verlaufe dieser Arbeit gelegentlich anwenden.

III. Die Einwirkung von Salzlösungen auf turgescente Zellen.

§ 6.

Die Ursachen des Turgors in der wachsenden Zelle.

Um eine klare Vorstellung zu bekommen von der Rolle, welche die verschiedenen Theile der Zelle beim Turgor spielen, ist es unbedingt nothwendig, unsere Betrachtungen mit den jüngsten Zuständen der Zellen anzufangen. Die genaue Kenntniss dieses, sowie der Veränderungen, welche später in den Zellen auftreten und schliesslich zur Entwickelung einer kräftigen Turgescenz führen, verdanken wir den bahnbrechenden Arbeiten Mohl's über das Protoplasma [1]). Er beschreibt die Zellen im theilungsfähigen Gewebe der Vegetationspunkte folgendermassen: innerhalb der jungen, dünnen Zellstoffhaut beobachtet man nie einen klaren, wässerigen Zellsaft, sondern eine zähflüssige, mit feinen Körnchen gemengte, ungefärbte Masse verbreitet sich in grösserer oder geringerer Menge durch den Zellenraum, und ist namentlich in der Umgebung des centralen Zellenkerns in grösserer Concentration angehäuft. Für diese schleimige Masse schlägt Mohl den Namen *Protoplasma* vor [2]); sie ist stickstoffhaltig und besteht, so weit man es beurtheilen kann, aus derselben Grundsubstanz wie der Zellkern. Ebenso wie nach innen eine Scheidung zwischen der zähflüssigen, mit Körnchen gemengten Masse und der festen Substanz des Kernes eintritt, so sieht man auch an der Peripherie eine Trennung der körnigen Substanz von einer sie umgebenden feinen Haut. Diese Haut ist homogen und glashell, ihr fehlen die Körnchen der übrigen Masse. Sie ist nach aussen scharf begrenzt und liegt hier der Zellstoffhaut unmittelbar an; nach innen geht sie in die körnige Substanz allmählich über. Mohl nannte diese Haut *Primordialschlauch* [3]); sie ist allmählich als der wichtigste Theil des Protoplasma anerkannt worden und hat dabei von verschiedenen Forschern verschiedene Namen erhalten, unter denen der von *Prings-*

---

1) Mohl, Einige Bemerkungen über den Bau der veget. Zelle. Bot. Ztg 1844, S. 273, und Mohl, Ueber die Saftbewegung im Innern der Zelle. Bot. Ztg. 1846, S. 73.

2) l. c. 1846, S. 75.

3) l. c. 1844, S. 275.

heim [1]) vorgeschlagene (*Hautschicht*) wohl die weiteste Verbreitung erlangt hat. Der wichtige Unterschied zwischen dem Primordialschlauch und der Körnerschicht tritt jedoch erst in einem späteren Stadium zu Tage.

Sobald die Zelle aus dem theilungsfähigen Zustande heraustritt, treten in ihrem Protoplasma neue Erscheinungen auf [2]). Es bilden sich nämlich unregelmässig zersteute Höhlungen im Protoplasma, die sich mit wässerigem Safte füllen. Anfänglich sind diese Höhlungen gewöhnlich klein und durch dicke Schichten von Protoplasma von einander geschieden. Je älter die Zelle wird, je mehr sie sich ausdehnt, desto zahlreicher und grösser werden die Höhlungen, welche sich innen mehr vergrössern und in Folge davon unter einander zusammenfliessen. Dann bildet die zähe Flüssigkeit des Plasma erst noch vollständige Scheidewände zwischen ihnen, bald aber nur noch dickere und dünnere Fäden, welche von einer centralen, den Nucleus einschliessenden Plasmapartie strahlenartig gegen die Zellwandung gerichtet sind, wo sie sich mit dem wandständigen Körnerplasma auf der Innenseite des Primordialschlauches vereinigen. Der letztere ist mit der Vergrösserung der Zelle stetig gewachsen und bekleidet die Zellhaut als eine vollständig geschlossene Hautschicht. Beim weiteren Wachsthum gehen in den Gewebezellen gewöhnlich die Plasmafäden und Plasmastränge verloren; sie ziehen sich in das Wandplasma zurück, und auch der Kern bewegt sich dahin und wird also später stets in wandständiger Lage angetroffen.

Wir haben also in diesem Zustande, in welchem die rascheste Streckung und bedeutendste Volumenvergrösserung stattfindet, an unserer Zelle von aussen nach innen folgende Theile zu unterscheiden: 1) die Zellstoffhaut, 2) das wandständige Protoplasma sammt dem Kern, 3) den Zellsaft, der den grössten Raum einnimmt und aus dem Zusammenfliessen zahlreicher früherer kleiner Höhlungen entstanden ist [3]). Das Protoplasma bildet einen lückenlosen Ueberzug auf der Innenseite der Zellhaut; es trennt also den Zellsaft vollständig von dieser. Es besteht aus den zwei wesentlichen Theilen, der Hautschicht und der Körnerschicht. Die Hautschicht liegt zu äusserst, der Zellwand dicht angedrückt; sie besteht aus einer zähen, schleimigen, homogenen und glashellen Substanz. Die

---

1) Pringsheim, Bau und Bildung der Pflanzenzelle. 1854.
2) Mohl, l. c. 1846, S. 77.
3) Vergl. Fig. I im folgenden §.

Körnerschicht ist zwar zähflüssig, doch viel beweglicher als die Hautschicht; ihre Substanz ist es, welche die bekannten Strömungen ausführt. Sie enthält grössere und kleinere körnige Gebilde, welche bei diesen Strömungen gewöhnlich mit fortgerissen werden. Zu den grösseren gehören in den meisten jungen Sprosszellen die Chlorophyllkörner und der Kern; die Natur der kleineren ist noch nicht für alle Fälle sicher ermittelt.

Bei der Streckung der Zellen nimmt das Protoplasma nicht merklich an Substanz zu. Die Folge davon ist, dass die die Zellhaut bekleidende Schicht immer dünner wird, je grösser die Zelle wird. Schliesslich kann sie so dünn werden, dass die Körnerschicht nicht mehr deutlich unterschieden werden kann; man muss annehmen, dass die Substanz der Körnerschicht das Material zum Wachsthum der Hautschicht geliefert hat. Hier fallen die Begriffe Protoplasma und Primordialschlauch alzo nahezu zusammen, und werden sie auch vielfach als gleichbedeutend und durcheinander benutzt. Eine nähere Veranlassung dazu gab der Umstand, dass Mohl bei seiner Begründung des Begriffes Primordialschlauch gerade diesen Zustand der Zellen in den Vordergrund stellte und dabei, in Folge seiner Untersuchungsmethode, Hautschicht und Körnerschicht noch nicht unterscheiden konnte. Er studirte nämlich Pflanzentheile, welche längere Zeit in Alkohol aufbewahrt worden waren. In ihren Zellen fand er eine innere Membran, welche sich von der Zellhaut auffallend unterschied[1]. Diese Membran stellte eine vollständig geschlossene, dünnwandige, zellnähnliche Blase dar, welche nicht wie in der frischen Pflanze genau an der inneren Wandung der Zelle anlag, sondern sich von dieser abgelöst und mehr oder weniger zusammengezogen hatte. Es war offenbar das ganze, durch den Alkohol contrahirte und getödtete Wandprotoplasma. Mohl schlug für dieses Gebilde den Namen Primordialschlauch vor und dehnte dann diesen Begriff auf die Hautschicht des jungen, noch keine Höhlungen einschliessenden Protoplasma aus.

Die meisten Zellen verharren, nachdem sie ausgewachsen sind, in dem jetzt ausführlich beschriebenen Zustande. Das Verhältniss zwischen der Hautschicht und der Körnerschicht ist dann je nach der Natur der Zelle ein sehr verschiedenes. Solche Zellen, welche später Luft führen, verlieren dabei Zellsaft und Protoplasma; sie werden gewöhnlich als todte Zellen betrachtet.

Die obige Beschreibung der wesentlichsten sichtbaren Verände-

---

1) Mohl, l. c. 1844, S. 275.

rungen, welche eine Gewebezelle während ihres Lebens erleidet, sollte uns die Auffassung der Verhältnisse in der turgescenten Zelle erleichtern. Jetzt können wir also an die Erörterung dieser Verhältnisse herantreten. Ich schicke noch die Bemerkung voraus, dass wir uns dabei nur auf denjenigen Zustand zu beziehen haben werden, in welchem alles Protoplasma wandständig geworden ist und eine grosse Höhlung den ganzen mittleren Raum der Zelle einnimmt. In diesem Zustande aber befinden sich die Zellen stets in denjenigen Theilen von Sprossen und Blättern, welche bei Wachsthumsuntersuchungen makroskopischen Messungen unterworfen werden und also das Material der Untersuchung bilden. Aus eben diesem Grunde können wir jüngere Zustände vorläufig von unseren Betrachtungen ausschliessen. Dass diese dadurch wesentlich vereinfacht werden, brauche ich wohl nicht zu bemerken.

Im Zellsafte lebenskräftiger Zellen sind stets verschiedene Substanzen gelöst. Einige, wie die Farbstoffe, sind direct wahrnehmbar, andere, wie die Zuckerarten, können mikrochemisch nachgewiesen werden, für noch andere, wie z. B. die anorganischen Salze, kann man nur auf indirectem Wege den Beweis ihrer Anwesenheit liefern. Alle diese im Wasser des Zellsaftes gelösten Stoffe besitzen eine gewisse Anziehungskraft zu Wasser. Je mehr von diesen Stoffen im Zellsafte gelöst ist, mit anderen Worten, je grösser die Concentration des Zellsaftes ist, um so grösser wird im Allgemeinen diese Anziehungskraft für Wasser sein. Diese Ursache ist es, welche es bedingt, dass Zellen, welche durch Welken einen Theil ihres Wassers verloren haben, dieses sogleich wieder aufnehmen, sobald sie mit flüssigem Wasser in Berührung kommen. Dieselbe Ursache aber bedingt es, dass frische Zellen, in Wasser gelegt, so viel davon einsaugen, als die Dehnbarkeit der Zellhäute nur zulässt [1]), was bei sehr dehnbaren Häuten, z. B. im jungen, noch wachsenden Mark mancher Sprosse, oft mehr als 20—30% des ganzen Volumens betragen kann [2]).

In jungen Zellen ist die Zellhaut für gewöhnlich sehr dehnbar. Man kann dies durch obiges Experiment beweisen oder auch durch einfacher Dehnung ganzer junger Sprosstheile [3]). Die Folge dieser Dehnbarkeit und des Strebens des Zellsaftes, sein Volumen durch Wasseraufnahme zu vergrössern, muss sein, dass in kräftig wach-

1) Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen. I. 1855, S. 24.

2) Kraus in Pringsheim's Jahrbüchern. VII, S. 244.

3) Vergl. hierüber Seite 271.

senden, wasserreichen Pflanzentheilen die Zellhäute wirklich gedehnt sind. Dieser wichtige Umstand wurde früher vollständig übersehen. Man beschäftigte sich hauptsächlich mit der Untersuchung einerseits ganz jugendlicher, andererseits ausgewachsener Zellen und kam dadurch zu der Vorstellung, dass die Zellwand starr und wenig dehnsam, also auch nicht wesentlich gedehnt sei. Sogar Nägeli 1), der zuerst auf die Dehnbarkeit junger Zellen aufmerksam machte und richtig angab, dass diese Eigenschaft mit zunehmendem Alter abnimmt, bemerkte nicht, dass die jungen Zellen im Gewebe auch bereits gedehnt waren. Die ganze Hofmeistersche Theorie der Gewebespannung 2) beruhte auf der Ansicht, dass die Steifheit der Organe nur durch die Steifheit ihrer Zellhäute bedingt wäre, und dass diese Steifheit ihrerseits direct nur von dem Imbibitionszustande dieser Zellhäute abhängig sei.

Es ist Sachs' Verdienst, hier zuerst das Richtige gefunden und dadurch die Grundlage für die ganze mechanische Theorie des Wachsthums gelegt zu haben. In der ersten Auflage seines Lehrbuchs der Botanik (1868, S. 510) führte er statt der ziemlich vagen Begriffe welche man bis dahin mit dem Worte Turgescenz verbunden hatte, den jetzt gebräuchlichen, klaren Begriff des Turgors ein. „Ich verstehe", sagt er, „unter Turgor ausschliesslich den hydrostatischen, nach allen Richtungen gleichen Druck des Zellsaftes auf die gesammte Zellwand". Er betonte den Antheil, den dieser Turgor an der Gewebespannung nehme, indem dadurch die Zellhäute ausgedehnt und straff gespannt werden. Wenn durch Wasserverlust, z. B. beim Welken, der Turgor sinkt, so vermindert sich diese Dehnung der Zellhäute; sie werden schlaff, und sind die Ursache, dass auch das ganze Organ äusserlich schlaff wird. Mit andern Worten, die Steifheit eines jugendlichen Organes beruht auf der Steifheit seiner Zellen; diese aber auf der Spannung zwischen Zellinhalt und Zellwand; ohne diese Spannung wäre die Wand schlaff. Je höher also der Turgor, durch Wasseraufnahme, gesteigert wird, um so steifer ist das Organ.

Die jugendliche Zellhaut ist nicht nur dehnbar, sondern auch elastisch. Durch ihre Elasticität stellt sie dem Ausdehnungsstreben des Zellsaftes einen Widerstand entgegen, der mit zunehmender Ausdehnung fortwährend grösser wird, bis er endlich gross genug

1) l. c. S. 29.

2) Hofmeister, Die Pflanzenzelle, vergl. hierüber den Schluss des nächstfolgenden §.

ist, um der ausdehnenden Kraft das Gleichgewicht zu halten. Da nun die ausdehnende Kraft nur durch Wasseraufnahme in den Zellinhalt in Thätigkeit geräth, so leuchtet ein, dass die Gleichgewichtslage um so eher erreicht sein wird, je weniger Wasser die Zelle aus ihrer Umgebung aufnehmen kann. Jede Wasserzufuhr wird die Gleichgewichtslage vorübergehend aufheben, und erst bei grösserer Ausdehnung wieder eintreten lassen.

Wir haben also bis jetzt die zwei Kräfte besprochen, durch deren Wechselwirkung der Turgor der Zellen, und also die Steifheit der Gewebe bedingt wird. Sie sind das Ausdehnungsstreben des wasseranziehenden Zellsaftes, und die Elasticität der dehnbaren Zellhaut. Es erübrigt uns, die Rolle des Protoplasma beim Turgor zu beleuchten.

Die Aufnahme von Wasser durch den Zelleninhalt hat man früher, unter dem Einflusse der Lehren Dutrochet's, als eine einfache osmotische Wirkung aufgefasst[1]. Demzufolge liess man für jedes Quantum eindringenden Wassers ein gewisses Quantum gelöster Stoffe aus der Zelle austreten[2]. Es musste auffallen, dass dadurch bei anhaltender Wechselwirkung zwischen dem Zellsafte und reinem, die Zelle umgebendem Wasser der Zellsaft immer verdünnter werden müsste. Und wenn auch der Primordialschlauch gegen den Durchgang gewisser Substanzen, wie Farbstoffe, nach Nägeli's schönen Untersuchungen eine bedeutende Resistenz besass[3], so war dadurch doch über seine Durchlässigkeit für die osmotisch wirksamen Stoffe nichts entschieden. Man griff zu der Annahme im Zellsafte von Substanzen mit hohen osmotischen Aequivalenten, wie z. B. Eiweiss und Zucker, von denen nur sehr geringe Quantitäten auszutreten brauchten, um grosse Mengen Wasser in die Zelle einzuführen. Diese Annahme schien ausreichend, und man liess es bei ihr bewenden, da man dem Turgor noch keine grosse Aufmerksamkeit widmete. Jetzt aber, nachdem der Turgor von Sachs erst als ein wichtiger Factor der Gewebespannung, bald darauf als die wesentlichste Bedingung raschen Längenwachsthumes in den Vordergrund gestellt worden ist, stellen sich die damaligen Kenntnisse als ungenügend heraus.

Die von Nägeli in seiner citirten bahnbrechenden Arbeit festge-

1) Nägeli, Primordialschlauch, und Nägeli, Diosmose der Pflanzenzelle in den Pflanzenphysiol. Unters. von C. Nägeli und C. Cramer, Heft I. 1855, S. 1 und 20.

2) Ibid. S. 22.

3) Nägeli, l. c. Vergl. auch die Tafeln, zumal Tafel II. Fig. 1, 2, 8.

stellten Principien bedurften nur einer weiteren Ausarbeitung und allgemeineren Fassung, um einer Anwendung auf die Erklärung des Turgors nicht nur fähig zu sein, sondern diese Erklärung auch vollständig zu liefern. Diese Erklärung wurde zuerst von mir aufgestellt, gelegentlich einer Untersuchung über die Durchlässigkeit des Protoplasma für verschiedene Substanzen[1].

Nägeli hatte gezeigt, dass das Protoplasma für die im Zellsafte gelösten, so wie für einige andere Farbstoffe nicht durchdringlich ist, während die Zellhaut sie sehr leicht durchgehen lässt. Ich wiederholte die Beobachtungen Nägeli's mit verschiedenen Pflanzen und Pflanzentheilen, und fand bald ein Material, das bei einer weiteren Verfolgung dieser Fragen günstige Resultate versprach. Es waren die Parenchymzellen rother Rüben. Diese boten vor anderen den Vortheil, dass sie, auch wenn in Wasser aufbewahrt, lange am Leben bleiben, und also eine viel längere Dauer der Versuche erlauben, als die zarteren, bis dahin benutzten Pflanzentheile[2]. Bei vierzehntägigem Aufenthalt in Wasser liessen sie weder ihren Farbstoff noch ihren Zucker entweichen; hieraus folgt, dass ihre Zellwandungen so gut wie völlig impermeabel für diese Körper waren. Dass diese Impermeabilität nicht eine Eigenschaft der Zellstoffhaut, sondern des Protoplasma sei, war für den Farbstoff bereits aus Nägeli's Arbeiten bekannt und wurde von mir bei der Wiederholung seiner Versuche bestätigt. Für den Zucker lieferte ich den Beweis der Permeabilität der Zellhaut direct, indem ich Zuckerlösungen von aussen her in die Zellen eindringen liess, und die Ablösung des Protoplasma von der Zellwand dabei beobachtete.

Gestützt auf die Kenntniss dieser Impermeabilität des Protoplasma für Zuckerlösung, und auf die Beobachtung, dass Rübenzellen in Salzlösungen bedeutender Concentration wochenlang, ja oft bis zu einem Monate lebendig bleiben und die normalen Eigenschaften ihres Protoplasma behalten können, ersann ich eine Methode, um für jeden beliebigen Körper die Frage zu entscheiden, ob er durch das Protoplasma zu dringen vermochte oder nicht. Für die Beschreibung dieser Methode muss ich auf meine citirte Arbeit verweisen. Das erlangte Resultat war, dass alle untersuchten anorganischen Salze, und darunter eine Reihe der für das Pflanzenleben wichtigsten Verbindungen, zwar sehr leicht durch die Zellhaut, aber nicht

---

1) Siehe S. 86.

2) Vergl. Hofmeister, Die Pflanzenzelle, p. 4.

oder doch nur in einem äusserst geringen Grade durch das Protoplasma zu dringen vermochten[1]). Mit andern Worten, der grosse Widerstand des Protoplasma, welcher von Nägeli zuerst für Farbstoffe bewiesen war, zeigte sich als eine sehr allgemeine Eigenschaft, den dieser wichtigste Bestandtheil der lebenden Pflanzenzelle gegen zahlreiche und sehr verschiedenartige, im umgebenden Wasser oder in dem umschlossenen Zellsafte gelöste Körper besitzt [2]).

Auf diesem Satze war es nun möglich, eine Erklärung des Turgors zu bauen: Während der Zellsaft aus der Umgebung der Zelle mit grosser Kraft Wasser an sich zieht, kann er die Stoffe, welche er in Lösung hält, nicht dafür austauschen, denn das Protoplasma, welches ihn allseitig umschliesst, lässt diese so gut wie gar nicht durchgehen. Hieraus folgt nun, dass, sobald das Gewebe eine hinreichende Quantität Wasser aufnehmen kann, die Zelleninhalte auf ihre Zellhäute einen steigenden Druck ausüben müssen, welchem schliesslich die elastische Spannung der Zellhäute das Gleichgewicht halten wird [3]).

Die Rolle, welche das Protoplasma beim Turgor spielt, besteht also in seiner äusserst geringen Permeabilität für die im Zellsafte gelösten Substanzen. Dieser Filtrationswiderstand des Protoplasma

---

1) Die herrschende Meinung schrieb bis in die letzten Jahre die Eigenschaft geringer Permeabilität im Allgemeinen entweder einfach den Zellmembranen, oder diesen und dem protoplasmatischen Wandbeleg zusammen zu. Vergl. z. B. Hofmeister, Die Pflanzenzelle S. 238 und Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. S. 758. Eine in den Hauptsachen richtige Würdigung der Permeabilitätseigenschaften von Zellhaut und Protoplasma findet sich in einem im vorigen Jahre veröffentlichten Aufsatze Pfeffer's in den Landwirthsch. Jahrbüchern V. 1876, S. 111 ff.

2) Es muss hier sogleich hervorgehoben werden, dass diese Undurchlässigkeit keineswegs eine absolute zu sein braucht. Meine Experimente lehren selbstverständlich nur, dass bei der angewandten Methode keine Spur von Durchlässigkeit nachweisbar war; hieraus auf die Unmöglichkeit einer äusserst geringen, dem Experimente nicht zugänglichen Permeabilität zu schliessen, hiesse die Grenzen der empirischen Forschung überschreiten. Im Gegentheil ist eine so geringe Permeabilität für wahrscheinlich zu halten, da ja die anorganischen Salze offenbar ursprünglich von aussen herein ins Protoplasma gelangt sein müssen. Doch ihre äusserst geringe Menge und die lange Zeit, welche dazu vorhanden ist, macht, dass diese Thatsache den im Text gezogenen Schluss nicht beeinträchtigt. Für die in dieser Arbeit zu besprechenden Vorgänge können wir das Plasma als für die betreffenden Substanzen so gut wie impermeabel betrachten.

3) Siehe oben S. 93.

ist es, der es verhindert, dass der Zellsaft unter dem Drucke der elastisch gespannten Haut ausgepresst wird, denn die Haut selbst ist für alle die hier in Betracht kommenden Körper leicht durchdringlich. Es sei erlaubt, dieses noch an einem sehr klaren, wenn auch nicht absolut beweiskräftigen Beispiel zu erläutern. Dieses Beispiel bieten uns die in § 5 beschriebenen Vorgänge, welche durch den Tod des Protoplasma verursacht werden. Beim Tode verliert, wie leicht nachzuweisen ist, das Plasma seinen Filtrationswiderstand, es wird völlig durchlässig. Im Momente also, in welchem bei der Erwärmung auf 60° C. der Tod des Plasma eintritt, kann der Zellsaft unter dem Drucke der gespannten Zellhaut durch diese hindurchgehen. Und da die Haut bestrebt ist, sich elastisch zusammenzuziehen, so muss sie den Zellsaft hinauspressen. Dass dies wirklich geschieht, ist an der Infiltration der Intercellularräume leicht zu beobachten. Der Turgor wurde in diesen Versuchen also einfach durch Beseitigung des Filtrationswiderstandes des Protoplasma aufgehoben; diese Eigenschaft des Protoplasma ist also für die Erhaltung des Turgors eine wesentliche Bedingung.

Es ist von Nägeli [1]) die Frage aufgeworfen und discutirt worden, welchem Theile des Protoplasma die Eigenschaft der Impermeabilität für Farbstoffe zukomme. Wegen der hohen theoretischen Bedeutung dieser Frage will ich es nicht unterlassen, hier die Ansichten Nägeli's mitzutheilen. Offenbar wird man annehmen dürfen, dass die für Farbstoffe impermeablen Partien des Plasma auch diejenigen sein werden, welche den übrigen Inhaltskörpern den bedeutendsten Widerstand entgegenstellen. Ich muss aber hervorheben, dass diese Frage zu dem von mir behandelten Gegenstand nur in entfernter Beziehung steht. Für die Lehre des Turgors und seines Einflusses auf das Längenwachsthum reicht es vollständig hin, empirisch nachgewiesen zu haben, dass das wandständige Protoplasma als Ganzes dem Durchtritte der im Zellsaft gelösten Substanzen einen fast unüberwindlichen Widerstand entgegenstellt. Ob dieses Wandplasma dabei aus einer oder mehreren Schichten besteht, und ob im letzteren Falle eine oder alle die betreffende Eigenschaft besitzen, bleibt sich für die Anwendung des Prinzipes auf unsere Aufgaben offenbar völlig gleich. Dass die von Nägeli aufgeworfene Frage einer empirischen Entscheidung noch entbehrt, kann also nie als Einwand gegen unsere Folgerungen benutzt werden.

1) Nägeli, l. c. S. 7 ff.

Es sei daran erinnert, dass man im Protoplasma gewöhnlich zwei Theile unterscheidt: die äussere homogene ruhende Hautschicht, und die innere, körnige, oft in lebhafter Strömung begriffene Körnerschicht. Die mehr flüssige Beschaffenheit dieser letzteren muss es schon von vornherein als wahrscheinlich erscheinen lassen, dass sie sich anders verhalten wird, als die festeren Theile, wie die Hautschicht und der Kern. Dies braucht aber nicht in allen Hinsichten der Fall zu sein. So nimmt Nägeli z. B. für die im Zellsafte vorkommenden Farbstoffe, Anthocyan und Erythrophyll an, dass nicht nur die lebenskräftige Substanz des Schlauches, des Zellkerns und der Plasmamembranen, sondern wahrscheinlich überhaupt das Protoplasma undurchdringlich ist [1]. Anders verhält es sich mit anderen Farbstoffen, wie z. B. mit dem Chlorophyll. Aus dem Verhalten dieser geht hervor, „dass in der Pflanzenzelle oft zwei verschiedenartige, protoplasmaartige Substanzen sich ausscheiden. Die eine wird von Chlorophyll und anderen in der Zellflüssigkeit unlöslichen Farbstoffen wie eine Diffusion durchdrungen, und überall homogen und von gleicher Stärke gefärbt, indess die andere (Schlauch [2], Körner- oder Bläschenmembran, Plasmawände und Plasmafäden), obgleich in unmittelbarer Berührung damit, keine Färbung annimmt" [3].

Auf diese Beobachtungsresultate gestützt, stellte Nägeli seine Theorie über die Entstehung der Hautschicht und der mit dieser verwandten membranartigen Partien des Plasma auf. Er erläutert sie an den Plasmapartien, welche aus zerschnittenen Zellen (z. B. von *Chara*) in Wasser austretend, sich sogleich mit einer Hautschicht umgeben, und sich dadurch vom umspülenden Wasser abschliessen. Zur Beobachtung dieser Erscheinung seien besonders auch Gewebe mit gefärbten Flüssigkeiten, z. B. von Früchten zu empfehlen. Die beim Zerreissen heraustretenden Tropfen verwandeln sich in Blasen mit farbloser Membran und gefärbtem Inhalte.

„Die Erklärung dieser Thatsache ist einfach. Wenn die entleerte Zellflüssigkeit, welche gelöste Proteinverbindungen enthält, mit Wasser in Berührung kommt, so wird ein Theil derselben fest und bildet eine Membran, die nun die übrige Flüssigkeit vor dem directen Einfluss des Wassers schützt. Es kann dabei an die von Scherer beobachtete Thatsache erinnert werden, dass im Blutserum, wel-

1) l. c. S. 7.
2) Schlauch ist gleichbedeutend mit Hautschicht.
3) l. c. S. 8.

chem Wasser beigemengt wird, ein Niederschlag erfolgt" [1]. Ebenso bei verwundeten Zellen von Algen und Pilzen, in denen sich der lebendig gebliebene Theil des Plasma vom todten sondert. „Hier ist es auch eine lebenskräftige Flüssigkeit, welche in Berührung mit krankhaft veränderter, an ihrer Oberfläche durch Gerinnen von löslichen Proteinverbindungen eine Plasmamembran bildet, die hier aber wirklich Schlauch ist" [2]. Auf gleiche Weise entsteht nach Nägeli's Ansicht auch in den übrigen Fällen die Hautschicht oder der Schlauch; gegen den Zellsaft ist das Plasma durch eine ähnliche Fällungsmembran abgeschlossen, und auch die Membranen der Chlorophyllkörner sollen in derselben Weise entstehen.

Dieser Auffassung der Beobachtungen entsprechend, darf man nur für die äusseren, das Plasma nach aussen und gegen den Zellsaft abschliessenden membranartigen Partien die Impermeabilität als bewiesen betrachten. Für die inneren Theile (die Körnerschicht) liegen theils keine entscheidenden Beobachtungen vor, theils solche, welche sie als für Farbstoffe durchdringlich erscheinen lassen. Dem entsprechend spricht Nägeli in seiner Arbeit gewöhnlich von dem diosmotischen Verhalten des Schlauches (der Hautschicht) und nur selten von dem des ganzen protoplasmatischen Wandbeleges. Und da beim Wachsthum der Zellen die Körnerschicht immer mehr gegen die Hautschicht zurücktritt, so fällt hier der Begriff des Protoplasma immer mehr mit dem der Hautschicht zusammen. In solchen Fällen ist es also offenbar gleichgültig, ob man von dem Filtrationswiderstande des Primordialschlauches oder von dem des Protoplasma sprechen will; doch scheint mir das letztere stets vorzuziehen, weil nur diese Ausdrucksweise sich auf völlig bewiesene Thatsachen stützt.

Wir haben somit die wichtigsten Verhältnisse, welche in wachsenden Zellen den Turgor bedingen und verursachen, soweit klar gelegt, als es der jetzige Stand der Wissenschaft erlaubt. Ohne Zweifel bleibt noch viel für spätere Untersuchungen übrig. Eine sehr wichtige Aufgabe würde dabei z. B. die Frage bilden, welche Stoffe es sind, die dem Zellsafte seine so ansehnliche Anziehungs-

1) l. c. S. 9. Diese Ansicht Nägeli's wurde in jüngster Zeit von Pfeffer vertreten (Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Naturw. Bonn, 5. Juli 1875; Bot. Ztg. 1875, S. 660, und Landw. Jahrb. 1876, S. 113), dagegen erklärte sich Strasburger entschieden gegen sie (Studien über das Protoplasma, 1876, S. 37).

2) l. c. S. 10.

kraft für Wasser verleihen. Da die bis jetzt vorliegenden Thatsachen bereits erlauben, hier mit grosser Wahrscheinlichkeit gewisse Behauptungen aufzustellen, so will ich diese Frage hier noch anhangsweise besprechen.

Die Anziehungskraft gelöster Körper für Wasser ist für verschiedene Substanzen sehr verschieden, wenn sie auch für jeden Körper im Allgemeinen mit steigender Concentration zunimmt. Man findet daher ein relatives Maass dieser Eigenschaft in den verschiedenen Concentrationsgraden, in denen verschiedene Lösungen das Wasser mit gleicher Kraft anziehen. In dieser Weise fand ich z. B. die Anziehungskraft von Kochsalz und Chlorkalium für Wasser ungefähr sechsmal grösser, als diejenige von Zucker, während dagegen schwefelsaure Magnesia eine fast dreifache Affinität zu Wasser zeigte als jene Chlormetalle. Von den Körpern, deren Vorkommen im Zellsafte mit Sicherheit angenommen werden kann, scheinen die anorganischen Salze, und unter diesen wohl die salpetersauren Salze und die Chlormetalle, die grösste Anziehungskraft zu Wasser zu haben [1]). Mit andern Worten, um mit derselben Kraft Wasser aus ihrer Umgebung an sich zu ziehen, und sich dadurch in den Zustand hoher Turgescenz zu versetzen, braucht die Zelle jene Salze in einer niedrigeren Concentration, also in geringerer Menge, als andere Körper.

Nun aber ist bekanntlich die Concentration des Zellsaftes in jungen, sich rasch streckenden Zellen eine sehr geringe. Dieses beweist die von Sachs hervorgehobene Thatsache, dass man in Markcylindern aus rasch wachsenden Sprosstheilen oft nur 2—5% Trockensubstanz findet, wovon ein beträchtlicher Theil auf die Zellhäute und das Protoplasma entfällt [2]). Es bleiben für die Zellinhalte also nur sehr einzelne Procente übrig. Hieraus folgt also, dass die Stoffe, welche in wachsenden Zellen die Anziehungskraft für Wasser bedingen, solche sind, welche bei geringer Concentration schon eine bedeutende Anziehung besitzen. Als sicher darf man also annehmen, dass hier solche Körper eine Rolle spielen, welche eine ungefähr ebenso starke Anziehung zu Wasser besitzen, als die genannten salpetersauren Salze und Chlormetalle. Vielleicht sind

---

1) Siehe S. 92.

2) Sachs. Lehrb. der Botanik 4. Aufl. S. 775. — Einige Angaben über den procentischen Gehalt an Trockensubstanz im wachsenden Marke verschiedener Pflanzen findet man auch bei Kraus, Ueber die Ursachen der Formänderungen étiolirender Pflanzen, in Pringsheim's Jahrbüchern, VII. S. 247—248.

es diese selbst, vielleicht auch andere, mit ihnen in dieser Eigenschaft übereinstimmende Verbindungen.

Die Wahrscheinlichkeit dieser Behauptung können wir durch einige Controlversuche noch bedeutend erhöhen. Nehmen wir z. B. einmal an, dass ein bestimmter solcher Körper die Ursache der Turgorkraft wäre, und nehmen wir hierzu willkürlich z. B. den Kalisalpeter an. Versuchen wir es nun, unter dieser Voraussetzung experimentell zu entscheiden, in welcher Concentration er im Zellsafte vorhanden sein müsste. Das Mittel zu dieser Entscheidung bietet eine von mir früher zu einem ähnlichen Zwecke ausgebildete Methode [1]). Nach dieser haben wir uns einfach die Frage vorzulegen, wie hoch die Concentration einer Salpeterlösung sein muss, um das Wasser eben so stark anzuziehen, als der Zellsaft. Hat man das Organ in geeigneter Weise vorbereitet und in die genannte Salzlösung gebracht, so wird offenbar nur bei gleicher Concentration beider Lösungen Gleichgewicht stattfinden können. Ist die äussere Lösung concentrirter, so entzieht sie dem Zellsafte Wasser, und die Zelle wird kleiner werden. Ist umgekehrt die innere Lösung höher concentrirt, so wird sie der äusseren Lösung Wasser entnehmen, und die Zelle wird sich ausdehnen. Bei gleicher Concentration beider Lösungen behält die Zelle ihre normale Grösse, umgekehrt kann man aus dem Unverändertbleiben der Zelle auf die gleiche Concentration der Lösungen schliessen. Statt die einzelnen Zellen zu messen, ziehe ich es vor ganze Sprossstücke zu messen, einmal weil dies sich bequemer ausführen lässt, dann aber weil man dadurch Mittelzahlen für eine sehr grosse Anzahl von Zellen erhält.

Ich spaltete nun junge, kräftig wachsende Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha* der Länge nach, nachdem ich vorher im jüngsten Theil eine Strecke von genau 100 Mm. durch zwei Tuschestriche markirt hatte. Jetzt brachte ich die Hälften in Lösungen von Kalisalpeter von 1, 2, und 3% und mass sie nach drei Stunden wieder. Ich fand

bei 1 % Verlängerung um 0.2 %,
bei 2 % Verkürzung - 0.9 %,
bei 3 % - - 3.3 %.

Die Zahlen sind Mittel von je drei Sprosshälften. Die Kraft, mit der die Zellen Wasser anziehen, ist demnach gleich derjenigen von einer Salpeterlösung von zwischen 1 und 2%.

Blüthenstiele anderer Pflanzen wurden, ganz oder der Länge nach

1) Siehe oben S. 93.

halbirt und für die Messung in ähnlicher Weise vorbereitet, in Salpeterlösungen von 2.5% gebracht. In 2½ Stunden verkürzten sie sich um folgende Grössen:

Cephalaria leucantha. . . .	1.9 %
Plantago amplexicaulis . . .	3.0 %
Froelichia floridana	4.4 %
Butomus umbellatus	6.4 %
Menyanthes trifoliata . . .	6.7 %.

Die Wasser anziehende Kraft des Zellinhaltes war also viel geringer als die einer Salpeterlösung von 2.5%. Aehnliche Resultate würde man bei einer Wiederholung der Versuche mit Kochsalz finden.

Wir sehen also, dass die hier nur beispielsweise gemachte Annahme, dass salpetersaure Salze oder Chlorverbindungen der Alkalimetalle die den Turgor bedingenden Substanzen des Zellsaftes sind, in Bezug auf die Concentration der Lösung zu Folgerungen führt, welche den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen. Daraus folgt aber mit Sicherheit, dass die Annahme solcher Substanzen wie Zucker, Eiweiss u. s. w. viel zu hohe Concentrationen erfordern würde, und also wohl kaum erlaubt ist. Vielleicht wird es späteren Forschungen gelingen, durch chemische Analysen des isolirten Markes aus wachsenden Pflanzentheilen, die im Zellsaft vorhandenen Stoffe quantitativ nachzuweisen, und so, durch Vergleichung ihrer wasseranziehenden Kraft, die aufgeworfene Frage endgültig zu lösen.

§ 7.

Die Einwirkung der Salzlösung.

Im vorigen Paragraphen haben wir gesehen, dass der Antheil, den die einzelnen Theile einer wachsenden turgescenten Zelle an ihrem Turgor nehmen, ein sehr verschiedener ist. Der Zellsaft sucht das Wasser aus der Umgebung an sich zu ziehen, dadurch unter entsprechender Verdünnung sein Volumen zu vermehren und die Zelle auszudehnen. Die Zellhaut ist dehnbar und elastisch, sie wird also durch die Zunahme des Zellsaftes gedehnt und elastisch gespannt; je stärker sie gedehnt ist, um so grösser ist ihre elastische Spannung, einer um so grösseren ausdehnenden Kraft kann sie also das Gleichgewicht halten. Unter dem Drucke dieser Spannung würde der Zellsaft durch die leicht permeable Haut unvermeidlich hindurch, und in die Intercellularräume hinaus gepresst werden, wenn er nicht vollständig vom Protoplasma umgeben wäre, welches

zwar mit Leichtigkeit das Wasser, die darin gelösten, den Turgor bedingenden Substanzen aber nicht oder doch fast nicht durchgehen lässt.

Aus dieser Darstellung ergibt sich unmittelbar eine für uns sehr wichtige Folgerung. Wenn dem Zellsafte durch irgend eine Ursache Wasser entzogen wird, und sein Volumen sich also verkleinert, so wird die elastisch gespannte Wand sich zusammenziehen, die ganze Zelle sich also verkleinern. Diese muss, bei hinreichendem Wasserverluste, so lange dauern, bis alle Spannung in der Zellwand verschwunden ist, bis die Haut in den ungespannten Zustand zurückgekehrt ist.

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blüthenstiels von *Cephalaria leucantha*. Fig. 2. Dieselbe Zelle in 4-procentiger Salpeterlösung. Fig. 3. Dieselbe Zelle in 6 procentiger Lösung. Fig. 4. Dieselbe Zelle in 10 procentiger Lösung. Fig. 1 und 4 nach der Natur, Fig. 2 und 3 schematisch. Alle im optischen Längsschnitt. *h*. Zellhaut; *p*. protoplasmatischer Wandbeleg; *k*. Zellkern; *c*. Chlorophyllkörner; *s*. Zellsaft; *e*. eingedrungene Salzlösung.

Unsere Figuren 1 und 2 sollen dieses erläutern [1]. Figur 1 ist eine Zelle des Rindenparenchyms eines jungen, wachsenden Blüthensprosses von *Cephalaria leucantha* im optischen Längsschnitt; man sieht, wie das wandständige Protoplasma (*p*) die ganze Zellwand auskleidet; im Plasma liegen die Chlorophyllkörner (*c*) und der Zellkern (*k*). Der ganze vom Plasma umschlossene Hohlraum ist vom Zellsaft (*s*) gefüllt. In Figur 2 ist nun dieselbe Zelle schema-

1) Die ausführliche Beschreibung der Figuren 3 und 4 findet man auf S. 398 und 399.

tisch dargestellt, wie sie sich in einer Lösung von 4% Salpeter verhalten würde. Die Anordnung der Theile ist noch genau dieselbe, die Länge aber bedeutend geringer; die Salpeterlösung hat dem Zellsafte Wasser entzogen, weil dessen Concentration eine geringere war, und das Volumen der Zelle hat dadurch abgenommen.

Bevor wir die weitere Einwirkung der Salzlösung verfolgen, wollen wir zuerst sehen, welche Folgen die beschriebenen Erscheinungen für das Verhalten der ganzen Pflanzentheile haben.

Die Verkürzung der einzelnen Zellen muss nothwendigerweise eine Verkürzung des ganzen Organs zur Folge haben. Diese Folgerung lässt sich leicht experimentell prüfen, und gibt uns gleichzeitig ein Mittel, um die Verkürzung in bequemerer und sicherer Weise zu messen, als bei der mikroskopischen Untersuchung möglich ist. Sehen wir zu, was geschehen wird, wenn man ganze, oder der Länge nach halbirte Sprosse in Salzlösungen bringt. Zunächst dringt das Salz durch die Schnittfläche und die Oberhaut ein, und entzieht hier den Zellhäuten das Wasser. Die Zellhäute entnehmen es dem Plasma, das seinerseits den erlittenen Verlust wieder aus dem Zellsafte zu ersetzen sucht. Inzwischen dringt die Salzlösung durch die Zellhäute, und von Zelle zu Zelle gehend, immer tiefer in das Gewebe hinein. Ueberall entzieht es den Zellen Wasser, die eingedrungene Lösung verdünnt sich dadurch, und muss dem zufolge selbst Wasser an die ausserhalb des Sprosses befindliche Lösung abtreten. Diese aber denken wir uns in hinreichender Menge vorhanden, um durch den ganzen Process nicht merklich verdünnt zu werden. Dieses vorausgesetzt, dauert das Eindringen der Lösung, das Entziehen und Heraustreten von Wasser so lange, bis ein gewisses Gleichgewicht erreicht ist. Wann dieser Zustand eintritt, ist leicht einzusehen. Durch den Wasserverlust wird der Zellsaft immer mehr concentrirt, seine Anziehungskraft zu Wasser nimmt dadurch stetig zu, und wird endlich der der umgebenden Lösung gleich werden. Dann wird eine weitere Abgabe von Wasser nicht mehr möglich sein, und die Gleichgewichtslage ist erreicht. Es leuchtet ein, dass diese Lage von der Concentration der angewandten Salzlösung wesentlich abhängen wird. Je höher diese Concentration, um so mehr Wasser wird der Zellsaft verlieren müssen, um ihr gleich zu kommen, und um so bedeutender wird die Verkürzung des Sprosstheiles sein. Diese Darstellung ist eine so einfache, und wird im Laufe dieser Arbeit so vielfache experimentelle Bestätigung finden, dass es genügen mag, hier nur ein Beispiel anzuführen.

Der Länge nach halbirte, junge Blüthenstiele von *Cephalaria*

leucantha wurden in Salpeterlösungen verschiedener Concentration gebracht, und ihre Verkürzung darin an vorher angebrachten Marken gemessen. Die Entfernung der Marken betrug anfangs 100.0 Mm. Nach 5 Stunden war sie:

in 2%	99.2 Mm.	Verkürzung	0.8%
in 3%	96.9 „	„	3.1%
in 4%	93.5 „	„	6.5%
in 5%	92.5 „	„	7.5%
in 10%	91.2 „	„	8.8%

Die Zahlen sind Mittelzahlen aus je drei Sprosshälften.

Man sieht, dass die Verkürzung um so ansehnlicher ist, je höher die Concentration der Lösung ist, und dass sie in diesem Beispiele bei 5% noch nicht ihr Maximum erreicht hat.

Von nicht geringem Interesse ist das Verhalten isolirter Gewebestreifen in Salzlösungen. Die herrschende Lehre der Gewebespannung könnte sehr leicht zu der Meinung führen, dass es nur das Mark sei, welches turgescire, und dass die Gefässbündel und die Rinde keine oder doch nur eine sehr unerhebliche Turgorausdehnung besässen. Die Sache verhält sich aber anders, wie einige von mir hierüber angestellte Versuche lehrten. Die Verkürzung, welche die verschiedenartigen, vorher gegen einander gespannten Gewebepartien in derselben Salzlösung erfahren, ist annähernd dieselbe. Der Unterschied in ihrer Turgorausdehnung ist gegenüber der absoluten Grösse dieser Ausdehnung nur gering. Beim Marke ist sie etwas grösser, als bei den passiv gespannten Geweben, wodurch die Länge im spannungslosen Zustand für alle Schichten nahezu dieselbe wird.

Kehren wir jetzt wieder zu der einzelnen Zelle zurück. Wir haben oben gesehen, dass sie bei steigender Concentration der umspülenden Salzlösung sich verkürzt, bis ihre Zellhaut völlig spannungslos geworden ist. In diesem Stadium ist die Anordnung ihrer Theile noch die normale, das Wandplasma liegt noch überall der Zellhaut dicht an (Fig. 2, S. 396). Was wird nun geschehen, wenn wir die Concentration der Salzlösung noch weiter zunehmen lassen? Der Zellsaft wird immer Wasser verlieren, sein Volumen muss also kleiner werden. Die Zellhaut ist zu starr, um nachzugeben, sie behält ihre Form und Lage, und lässt, wegen ihrer hohen Permeabilität, die Salzlösung durchgehen. Das Protoplasma ist für die Salzlösung als solche so gut wie undurchlässig; diese wird sich also zwischen der Zellwand und dem Protoplasma ansammeln (Fig. 3, *e*). Demzufolge löst sich das Plasma von der Zellhaut ab,

erst an einzelnen Stellen (Fig. 3), dann auf einer immer grösseren Fläche, bis es endlich fast allseitig oder allseitig frei geworden ist (Fig. 4). Dabei umschliesst es stets den ganzen Zellsaft, und trennt diesen von der umgebenden Salzlösung vollständig. Es lässt weder die gelösten Stoffe des Zellsaftes, noch das umgebende Salz in merkbarer Weise durch sich hindurch gehen; nur für Wasser ist es leicht permeabel. Da das Protoplasma vermöge seiner Cohäsion einen, wenn auch noch so geringen Druck auf den Zellsaft ausübt, dieser Druck aber allseitig gleich ist, werden die von der Zellwand losgelösten Partien das Bestreben haben, sich zu Kugelflächen abzurunden (Fig. 3, 4), und wird schliesslich das allseitig frei werdende Plasma die Kugelform annehmen (Fig. 4).

Diese Erscheinung ist es, für welche ich in der Einleitung den Namen *Plasmolyse* vorgeschlagen habe. Sie wurde, soviel mir bekannt, zuerst von Pringsheim beschrieben[1]), der dabei hauptsächlich den Zweck verfolgte, über die Natur des lebenden Plasma Aufschlüsse zu erhalten. Es sei erlaubt, hier statt einer eigenen ausführlichen Beschreibung seine Worte anzuführen. Er untersuchte sowohl die Einwirkung einer Zuckerlösung als die einer Kochsalzlösung. „Nach und nach zieht sich die äusserste Plasmaschicht von der Zellwand zurück, aber die Scheidung erfolgt nicht, wie die Trennung zweier Membranen mit glatter Begrenzung, sondern wie die Loslösung einer klebrigen Substanz von einer Haut, an der sie bisher adhärirte. Hier und da bleibt das Plasma an der Zellwand kleben, während es an anderen Stellen sich schon losgelöst hat; bald erscheint das von der Zellwand meist losgelöste, zusammenfallende Plasma nur noch durch einzelne Plasmafäden mit der Zellwand verbunden. Auch diese Fäden werden immer dünner, ziehen sich endlich entweder unter mannichfaltiger Gestaltänderung ganz von der Zellwand ab, und vereinigen sich zusammenfliessend mit dem übrigen, bereits losgelösten Plasma in eine gleichmässige Schicht, oder reissen auch wohl ab, wodurch einzelne Plasmatheilchen auch nach vollständiger Ablösung des sogenannten Primordialschlauches noch an der Zellwand klebend gefunden werden; bis endlich nach vollständiger Ablösung oder Abreissung sämmtlicher noch vorhandener Verbindungsfäden zwischen der Zellwand und dem zusammengezogenen Inhalte die äusserste Schicht des Plasma zu einer zusammenhängenden Lage an der äusseren Umgrenzung des übrigen In-

1) Pringsheim, Bau und Bildung der Pflanzenzelle. 1854, S. 12. Vergl. auch Tafel III., Fig. 18.

haltes zusammengeflossen ist, und hierdurch der Anschein, als sei der Inhalt von einer Membran umgeben, entsteht" [1]).

In den Zellen junger, noch wachsender Sprosstheile geht die Einwirkung von Salzlösungen nach demselben Schema vor sich. Doch lassen sich hier noch einige Einzelheiten der Beschreibung zufügen, welche von der Form der Zellen abhängen, und deren Kenntniss das Verständniss späterer Erörterungen zu erleichtern im Stande sein wird. In den bereits erheblich gestreckten, lang-cylindrischen Parenchymzellen des Markes und der Rinde fängt die Ablösung des Protoplasma von der Zellwand gewöhnlich in den Ecken an, wo die Querwände mit der Längswand verbunden sind [2]). Im optischen Längsschnitt sieht man zuerst hier das Plasma sich zusammenziehen und sich abrunden (vgl. Fig. 3 auf S. 396); je mehr die Salzlösung in die Lücke eindringt, um so grösser wird diese, und von einer um so grösseren Fläche hebt sich das Plasma ab. Indem so im ganzen Umkreise der Querwand die Ablösung zunimmt, zieht sich das Plasma bald ganz von dieser zurück (Fig. 3 am oberen Rande). Es liegt nun mit abgerundeten Endflächen in der Zelle; in der Mitte der Höhe ist es aber noch ringsherum mit der Zellhaut im Zusammenhang. Je kleiner dieser der Haut anklebende Theil wird, um so mehr nähert sich die Form des Plasma erst einem Ovale, dann einer Kugel (Fig. 4). Bei völliger und allseitiger Isolirung nimmt es endlich stets genau Kugelform an. Von jetzt an ändert es seine Form nicht mehr, und die einzige Veränderung, die es erleidet, ist, dass mit zunehmenden Eindringen sehr concentrirter Salzlösungen die Kugel stets kleiner und kleiner wird, indem sie immer mehr Wasser aus dem Zellsafte abgeben muss. Ganz gewöhnlich beobachtet man, dass solche Plasmakugeln mit ihrem Inhalte weniger als die Hälfte oder ein Drittel des ganzen Zelllumens einnehmen.

In den jüngsten Theilen der bei meinen Versuchen in Anwendung gekommenen Sprosspartien waren die Parenchymzellen noch tafelförmig, also weniger hoch als breit. Dennoch geht auch hier

1) Ein Jahr später, aber unabhängig von Pringsheim, wurde dieselbe Erscheinung von Nägeli, in seiner bereits mehrfach erwähnten Arbeit beschrieben.

2) Die Ansicht Hofmeister's (Pflanzenzelle S. 15), dass in vorwiegend nach einer Richtung ausgedehnten Zellen die Ablösung des protoplasmatischen Inhalts allgemein früher von den längeren als von den kürzeren Wänden beginnt, ist, soviel mir bekannt, für junge parenchymatische Gewebezellen nicht richtig; sie stützt sich auf Beobachtungen an Haaren, Fadenalgen u. s. w., welche eine derartige Verallgemeinerung nicht zulassen.

die Ablösung im Allgemeinen so vor sich wie in den längeren Zellen; nur dass die Form des Plasma hier eine entsprechend andere wird und dass bei gewöhnlichen Concentrationen nie die genaue Kugelform erreicht wird. Am häufigsten und am schönsten beobachtet man kugelförmige Plasmakörper in demjenigen Theil des Sprosses, in welchem die Zellen ebenso hoch als breit sind.

Auch nach der Form der Zellen muss die Ablösung nothwendiger Weise verschieden sein. Am schönsten ist sie im Mark und im weitzelligen Rindenparenchym. In den äussersten Schichten des Rindenparenchyms, sowie im Gefässbündel sind die Zellen so eng, dass oft Abweichungen vorkommen. So theilt sich z. B. der Inhalt einer Zelle hier häufig in zwei oder mehrere Theile, die sich dann beide, unabhängig von einander, abzurunden suchen. Als wichtig will ich hier aber nur die Thatsache betonen, dass die Erscheinung der Plasmolyse in allen Gewebepartien, sowohl im Gefässbündel und der Epidermis, als in dem parenchymatischen Gewebe des Markes und der Rinde stattfindet.

Es erübrigt noch, die Bedeutung der Plasmolyse für unsere Methode klar zu legen. Wir vergleichen dazu unsere schematischen Figuren 2 und 3 mit der Figur 4. Die Umrisse der Zellhaut sind in allen genau dieselben; sie sind nach derselben Originalzeichnung (Fig.4) entworfen. Die Figuren enthalten also die Behauptung, dass die Grösse der Zelle sich bei der Ablösung des Protoplasma nicht verändert. Diese Behauptung gilt bei jeder untersuchten Gewebepartie nur für mittlere Zellen, da sie nothwendig voraussetzt, dass die Grösse einer Zelle nicht durch Grössenänderungen der umgebenden Zellen beeinflusst wird.

Dass die Plasmolyse nicht eintreten kann, bevor in einer Zelle die elastische Spannung der Zellwand völlig aufgehört hat, leuchtet ein. Denn die zwischen Zellhaut und Plasma eingedrungene Lösung würde dann unter dem Drucke der gespannten Haut stehen und wegen der leichten Permeabilität der Zellhaut durch diese hinausgepresst werden, bis sie entweder ganz ausgetreten wäre oder die Spannung der Haut sich ausgeglichen hätte. Ist nun gleich beim Anfang der Plasmolyse die Spannung der Zellhäute völlig verschwunden, so kann offenbar diese Spannung während der Plasmolyse die Zellhaut nicht weiter verkürzen. Vom Anfange dieser Erscheinung an muss also die Zelle die Form und Grösse beibehalten, welche dem spannungslosen Zustande entsprechen. Es wäre allerdings denkbar, dass später noch andere Umstände die Form der Zellen beeinflussten, doch werden wir in unserem V. Abschnitte sehen,

dass dies in Wirklichkeit für gewöhnlich nicht in merkbarer Weise der Fall ist.

Die Zellhäute sind also nach den vorstehenden Erörterungen sowohl in dem in Fig. 2 abgebildeten Zustande ungespannt, als in dem plasmolytischen Zustande (Fig. 3 und 4). Beide Zustände sind daher geeignet, um durch Vergleichung mit dem turgescenten Zustande (Fig. 1) die Grösse der Turgorausdehnung beurtheilen zu können. Doch hat der plasmolytische Zustand einen entschiedenen Vorzug vor dem in Fig. 2 abgebildeten. Denn bei der mikroskopischen Untersuchung lehrt in jenem Zustande der Augenschein, dass der Turgor augehoben ist; in diesem (Fig. 2) kann der Beweis nur auf einem Umwege geliefert werden. Will man also die Gewissheit haben, dass ein Spross völlig turgorlos ist, so ist es offenbar nothwendig, ihn in den plasmolytischen Zustand zu versetzen. Gerade in diesem bequemen und sicheren Nachweise der Spannungslosigkeit liegt ein sehr wichtiger Vorzug meiner Methode.

Ich habe es absichtlich bis jetzt verschoben, die Ansichten anderer Forscher über die Einwirkung von Salzlösungen auf die Turgescenz pflanzlicher Organe und Gewebe zu besprechen. Nachdem wir aber jetzt diese Erscheinung bei wachsenden Organen und Zellen kennen gelernt haben, werden wir uns leichter ein Urtheil über die bisher ausgesprochenen Meinungen bilden können. Ich betone dabei als Hauptresultat meiner Untersuchungen den Satz, dass bei dieser Einwirkung zwei Perioden zu unterscheiden sind. In der ersten Periode wird der Turgor aufgehoben und verkürzt sich die Zelle oder der Spross. In der zweiten Periode hebt sich das Plasma von der Zellhaut ab, aber eine weitere Verkürzung der Zelle oder des Organs findet nicht statt. Wir betrachteten den Anfang der zweiten Periode als Beweis, dass in der betreffenden Zelle die erste Periode zu Ende war, die Verkürzung also ihr Maximum erreicht hatte. Nur von diesem Gesichtspunkte hatte die zweite Periode Interesse für uns.

Die ganze erste Periode ist bis jetzt übersehen worden. Die Thatsache, dass jugendliche Zellen und Organe sich bei der Einwirkung von wasserentziehenden Mitteln verkürzen, war bis jetzt noch nicht beobachtet. Nägeli, der zuerst auf die ausserordentliche Dehnbarkeit junger, noch wachsender Zellen aufmerksam machte, kannte sie nicht[1]). Damals war ja das Studium des Protoplasma das

1) Nägeli, l. c. 1855, S. 21. 24.

Hauptaugenmerk der Forschung; die Eigenschaften der Zellhaut konnten nur nebenbei beachtet werden, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass die erwähnte Erscheinung auch von anderen Forschern übersehen wurde.

Einer ausführlichen Untersuchung wurden die Spannungsverhältnisse in lebenden Zellen von Hofmeister unterzogen[1]). Auch er übersah die Verkürzung wachsender Zellen in Salzlösungen und wurde dadurch zu seiner Ansicht veranlasst, dass die Zellhäute im frischen Zustande nicht wesentlich gedehnt seien, dass somit die Spannung zwischen Zellinhalt und Zellhaut keine erhebliche Rolle bei der Straffheit der Gewebe spiele. Bekanntlich suchte er diese Straffheit ausschliesslich durch Spannungen in den lebenden Zellmembranen selbst zu erklären.

Sehen wir zu, welche Beobachtungen ihn zu dieser Auffassung führten[2]). Ich kann hier nur einige derselben anführen und wähle dazu solche, die in nächster Beziehung zu dem hier behandelten Gegenstande stehen. Für die übrigen verweise ich auf das bereits erwähnte Handbuch Hofmeister's, sowie auf seine dort citirten Originalarbeiten über dieses Thema. Auf S. 268 des Handbuches lesen wir: „Eine mit einer scharfen Scheere plötzlich quer durchschnittene Stengel- oder Blattzelle einer *Nitella* verliert trotz der Oeffnung ihres Zellraumes nicht den Turgor der Seitenwände. Dieser geht erst dann verloren, wenn die Seitenwand einen mechanischen Eingriff, eine Knickung erleidet, und dann nur an der Stelle jeder Knickung selbst. Die Unabhängigkeit dieser Spannung der Zellhaut von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts ist in dem gegebenen Beispiele selbstverständlich. Sie lässt sich noch auf einem zweiten Wege darthun. Die endosmotische Spannung des Zellinhalts wird aufgehoben, wenn die geschlossene Zelle in eine wasseranziehende Lösung von solcher Concentration gebracht wird, dass dem Zellinhalte Wasser entzogen wird. Der Beginn des Austritts von Wasser aus dem Zellinnern gibt sich sofort durch die Raumverminderung des in der Zelle enthaltenen Protoplasma, durch die Zusammenziehung ihres Wandbeleges aus Protoplasma auf ein geringeres Volumen zu erkennen. Bei dieser Zusammenziehung wird zunächst der Turgor der Zellhaut nicht geändert. Zellmembranen von Cladophoren, Oedogonien, Spirogyren u. v. A. bleiben während der Zusammenziehung des Inhalts

1) Vergl. dessen Pflanzenzelle, 1867.

2) l. c. S. 267 ff.

prall, cylindrisch, dafern die angewandte Lösung ein bestimmtes Maass der Concentration nicht übersteigt. Durchschnitte der Epidermis und der nächst darunter liegenden Parenchymschichten der Blätter von *Allium nutans*, der Blattunterseite von *Elymus arenarius*, des Blüthenschaftes der *Eucomis regia* krümmen sich an der Aussenfläche concav, selbst beim Einbringen in eine beiläufig 10% haltende Zuckerlösung, welche den protoplasmatischen Inhalt der Epidermis- und der angrenzenden Parenchymzellen zum Einschrumpfen bringt."

Diese Beobachtungen stellen es ausser Frage, dass an den untersuchten Objecten die Vernichtung der Spannung zwischen Zellinhalt und Zellhaut keine Erschlaffung und somit auch keine wesentliche Verkürzung der Zellhaut herbeiführte. Anscheinend steht diese Thatsache in grellem Widerspruch mit den von mir mitgetheilten Untersuchungsresultaten. Eine genauere Betrachtung ergibt aber leicht, worin der Unterschied liegt. Die citirten Experimente Hofmeister's sind mit ausgewachsenen Zellen ausgeführt worden, die meinigen aber mit jungen, noch wachsenden. Nehmen wir an, dass ausgewachsene Zellen in der Regel 1) keine Turgorausdehnung besitzen, so hört der Widerspruch auf, oder vielmehr er beschränkt sich auf die gezogenen Folgerungen und bezieht sich nicht länger auf die Thatsachen. Und dass diese Annahme richtig ist, davon habe ich mich durch directe Messungen überzeugt. Ich theilte Sprosse, deren oberes Ende noch im Wachsthum begriffen war, durch Tuschemarken in Zonen von je 20 Mm. und brachte die so vorbereiteten Versuchsobjecte, ganz oder der Länge nach halbirt, in eine 10% haltende Salpeterlösung. Nach drei bis fünf Stunden mass ich die Entfernungen der Marken und fand diese in den ausgewachsenen Theilen nicht verändert, während in den wachsenden Zonen überall eine messbare Verkürzung von oft mehr als 8—10% beobachtet wurde. Eine Salpeterlösung von solcher Concentration löst sowohl in den jugendlichen als in den älteren Zellen das Plasma sehr stark von der Zellwand ab. Als Versuchsobjecte dienten Blüthenschäfte von *Butomus umbellatus*, *Thrincia hispida*, *Alisma Plantago* u. A. 2).

Wir sehen hier also einen wichtigen Unterschied zwischen den noch wachsenden und den ausgewachsenen Zellen von Sprossen:

---

1) Dass diese Regel Ausnahmen erleidet, z. B. in den reizbaren Staubfäden der Cynareen und dem Polster der Mimosen, ist bekannt; vergl. hierüber Pfeffer, Physiologische Untersuchungen, 1873.

2) Nähere Angaben hierüber finden sich in § 2 der zweiten Abhandlung.

die Zellhäute der jugendlichen Zellen sind durch den Turgor gedehnt, die der ausgewachsenen nicht. Im ganzen noch wachsenden Gipfeltheil eines Sprosses beruht die Straffheit auf der Spannung, in welche die an und für sich schlaffen Zellhäute durch den osmotisch sich mehrenden Zellinhalt versetzt werden; im ausgewachsenen Theil beruht die Steifheit des Ganzen auf der Steifheit der Zellwände. Dem entsprechend erschlafft beim Welken nur der noch wachsende Theil, der ausgewachsene bleibt steif.

Hofmeister hatte diesen Unterschied übersehen; er hatte seine Versuche theils an wachsenden, theils an ausgewachsenen Pflanzentheilen angestellt und die Resultate ohne hinreichende Trennung zusammen zu einer Theorie verarbeitet. Dadurch kam es, dass er die Steifheit ausgewachsener Zellhäute zur Erklärung der Straffheit noch wachsender Organe benutzte. Es ist hier nicht der Ort, auf seine Ansichten näher einzugehen; ich habe das Vorstehende nur eingeschaltet, um zu zeigen, weshalb ich mich in dieser Arbeit nicht der Theorie Hofmeister's anschliessen kann, sondern der von Sachs geltend gemachten Auffassung folge und die von diesem Forscher gegebene Definition des Turgors annehme [1]).

§ 8.

Beweise, dass das Protoplasma bei seiner Ablösung von der Zellwand lebendig bleibt.

Es gehört zu dem wichtigsten Theile unserer Aufgabe, nachzuweisen dass die Ablösung des Protoplasma von der Zellwand ohne Schaden für das Leben der Zelle stattfinden kann. Denn dadurch beseitigen wir den Einwand, den Viele nur zu leicht geneigt sein werden uns zu machen, dass unsere Messungen an todten Sprossen vorgenommen seien und die Verwerthung der Resultate für die Auffassung des lebendigen Zustandes nicht erlaubt sei. Indem wir die definitive Lösung dieser Aufgabe für den nächsten Abschnitt aufbewahren, werden wir jetzt versuchen, zu zeigen, dass das Protoplasma und die Zellhaut in allen ihren mikroskopisch erkennbaren Eigenschaften bei der Plasmolyse unverändert bleiben. Für das Plasma können wir diese Untersuchung so vollständig vornehmen, dass daraus mit voller Sicherheit die Unschädlichkeit seiner Ablösung für sein Leben hervorgeht. Für die Zellhaut stehen uns

---

1) Vergl. S. 386.

leider keine solche Merkmale zur Beurtheilung unserer Frage zu Diensten.

Um Missverständnissen vorzubeugen, sei noch bemerkt, dass ich nur die Einwirkungen von Salz- (und Zucker-)lösungen vor Augen habe, die Einwirkung anderer gebräuchlicher Ablösungsmittel, wie Alkohol, Chlorzinkjodlösung u. s. w. ist eine ganz andere. Solche Reagentien tödten das Plasma, indem sie es contrahiren; sie veranlassen aber keine eigentliche Plasmolyse.

Den schönsten Beweis für unsere Behauptung liefern Zellen mit strömendem Plasma, denn in ihnen dauert bei geschickter Behandlung die Bewegung auch nach der allseitigen Ablösung des Plasma von der Wand fort. Dieses beobachteten Braun [1]) und Nägeli [2]) bei *Chara*, Hofmeister bei Blattzellen von *Vallisneria*, Staubfadenhaaren von *Tradescantia* und Wurzelhaaren von *Hydrocharis* [3]).

Einen zweiten Beweis liefert die Thatsache, dass die Plasmolyse durch Auswaschen der Salzlösung mit reinem Wasser wieder rückgängig gemacht, ja an derselben Stelle mehrere Male nach einander wiederholt werden kann. Es war Unger [4]), der diesen Versuch zum ersten Male beschrieb. Er wählte dazu die Zellen aus dem Blattstiele von *Beta Cycla*, deren Zellsaft roth gefärbt war und bei denen also das Fortschreiten der Ablösung des Plasma besonders deutlich zu sehen war. Er legte sie in verdünnte Zuckerlösung und beobachtete, dass die Primordialhaut sich an verschiedenen Stellen von der Zellhaut abgehoben hatte. „Lässt man auf solche zusammengeschrumpfte Zellen Wasser einwirken, so dehnt sich der Primordialschlauch wieder aus und nimmt seine vorige Lage ein, ja es lassen sich beide Zustände mehrmals hinter einander nach Belieben hervorbringen. Durch zu rasche Wasseraufnahme während des Zusammengeschrumpftseins geschieht es auch hier, dass die Primordialhaut zerreisst und ihren Inhalt in den übrigen Zellraum ergiesst; in anderen Fällen beobachtet man aber ein Agglutiniren der zerrissenen Theile, wodurch dann in einer Zelle zwei neben einander liegende Primordialschläuche mit ihrem Inhalte erscheinen." Auch ein solches Zerreissen des Zellinhaltes in zwei oder mehrere Theile ist also dem Leben durchaus nicht schädlich. Ich

---

1) Braun in Monatsb. d. Berl. Akad. 1852, S. 225; citirt in Hofmeister's Pflanzenzelle, S. 52.

2) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. Heft I, 1855, S. 33.

3) Hofmeister, Die Pflanzenzelle, S. 52.

4) Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, S. 262.

habe diesen Unger'schen Versuch vielfach mit wachsenden Gewebezellen verschiedenen Alters aus allen Gewebepartien und bei den verschiedensten Pflanzenarten wiederholt, und fast immer ist es mir gelungen, die Ausdehnung des abgelösten Protoplasma und seine Anschmiegung an die Zellwand zu beobachten. Nur dürfen die Zellen nicht zu lange in der Salzlösung gelegen haben, sonst werden die Erscheinungen andere (Vergl. § 14).

Ein Merkmal, das man in sehr vielen Fällen anwenden kann, ist das von Nägeli [1]) entdeckte Verhalten des Primordialschlauches zu Farbstoffen. „Der Schlauch", sagt er, „zeigt ein eigenthümliches Verhalten zu dem im Zellsaft gelösten Blumenblau und Blattroth. Im unveränderten (lebenskräftigen) Zustande lässt er dasselbe nicht diosmiren; im veränderten (todten?) Zustande jedoch lässt er es, wie die Zellmembran, hindurchgehen." „Der Farbstoff exosmirt und färbt den Zwischenraum zwischen Schlauch und Membran. Er dringt auch durch diese hindurch und verbreitet sich in der ganzen umgebenden Flüssigkeit. Zugleich erblasst er, und die Flüssigkeit in der Zelle ist fast farblos. Dagegen hat der Schlauch, welcher nun gefaltet in der Zelle liegt und keine diosmotischen Eigenschaften (z. B. zu Zuckerlösung oder Wasser) mehr zeigt, den Farbstoff nicht blos durchtreten lassen, sondern er hält eine bestimmte Menge davon zurück, er erscheint deutlich gefärbt in der fast farblosen Flüssigkeit." Ich habe mich durch vielfache Untersuchungen davon überzeugt, dass dieses Merkmal wirklich einen Unterschied zwischen dem lebenden und todten Zustande der Plasma begründet [2]). Der lebendige Schlauch ist für Farbstoffe undurchdringlich, der todte häuft solche in sich an und erscheint dunkler als die umgebende Flüssigkeit.

Um dieses Merkmal auch bei solchen Pflanzentheilen anwenden zu können, deren Zellsaft nicht gefärbt ist, benutze ich eine Lösung von Carminammoniak in Wasser. Hat man diese durch Auflösung trocknen Carminammoniaks in destillirtes Wasser ohne Zusatz von Ammoniak hergestellt, so tödtet sie die lebendigen Plasmakörper nicht. Färbt man nun eine Lösung von 10% Salpeter damit weinroth und bringt dann hierin wachsende Sprosstheile, so löst die Salzlösung die Plasmakörper der Parenchymzellen als Kugeln ab. Der Farbstoff dringt mit dem Salze in den Raum [3]) zwischen der

1) Nägeli, l. c., S. 5 ff.

2) Siehe oben S. 95.

3) Da, wie wir im vierten Abschnitte sehen werden, die Zellhäute plasmo-

Zellstoffhaut und dem Protoplasma ein: dieses erhält sich aber inmitten der farbigen Flüssigkeit ungefärbt. Auch der Zellsaft bleibt ungefärbt wegen der Impermeabilität des Plasma, und man sieht also wasserhelle, ungefärbte Kugeln inmitten der rothen Flüssigkeit. Sobald ein Plasmokörper aber aus irgend welcher Ursache abstirbt, lässt es den Farbstoff durchgehen und häuft eine bestimmte Menge davon in sich auf: er erscheint dunkler gefärbt als die umgebende Lösung.

Durch Anwendung dieses Mittels auf die Gewebezellen wachsender Sprosstheile habe ich mich überzeugt, dass die Protoplasmakörper selbst in starken Salzlösungen (ich benutzte z. B. zehnprocentige Kochsalz-oder Salpeterlösungen) bei der Plasmolyse lebendig bleiben (z. B. in Blattstielen von *Curcurbita Pepo*, Blüthenstielen von *Psoralea orbicularis*, Ausläufern von *Fragaria grandiflora* und vielen Anderen).

Aber auch ohne Hülfe von Farbstofflösungen kann man unter dem Mikroskope leicht sehen, ob in einer plasmolytischen Zelle das Protoplasma noch lebendig oder bereits gestorben ist. Das lebendige Plasma ist hell, homogen und zähflüssig; der gestorbene Schlauch ist faltig und runzlig, mehr oder weniger körnig, häutig und von bedeutend höherer Consistenz; ja er sieht aus wie geronnen. Wer diese beiden Zustände einmal deutlich gesehen hat, wird sich in der Anwendung dieses Merkmales nie täuschen. Dass aber dieses Merkmal über den lebendigen oder todten Zustand der Zelle entscheidet, habe ich früher bewiesen [1]), indem ich die plasmolytischen Zellen künstlich tödtete (z. B. durch Wärme) und die Veränderungen der isolirten Protoplasmakörper dabei studirte.

Das glashelle, homogene Plasma zeigt eine glatte Oberfläche, welche sich immer kuglig abrundet, sofern sie nicht durch Ankleben an die Zellwand daran verhindert ist. Ein allseitig isolirter Primordialschlauch nimmt genau die Kugelform an. Ich erblicke darin den Beweis, dass das Protoplasma um den Zellsaft herum gespannt ist, dass es eine, wenn auch noch so geringe Elasticität besitzt. Eine solche Spannung ist nur möglich, so lange der Schlauch

---

lytischer Zellen völlig lebendig sind, liefert dieser Versuch einen schönen Beweis für die Durchlässigkeit der lebenden Zellhaut für Farbstoffe; dass auch das Salz der äusseren Lösung durch die Zellhaut eindringt, bedarf kaum eines Beweises, da, wenn der Raum zwischen Plasma und Zellhaut nur Wasser enthielte, der Schlauch nicht zusammengezogen werden könnte, wie unter anderen der Ungersche Versuch (S. 45) beweist.

1) Siehe oben S. 103.

für die im Zellsaft gelösten Substanzen nicht in merkbarer Weise durchlässig ist und diese aus der umgebenden Lösung Wasser an sich zu ziehen suchen. Dadurch übt der Zellsaft einen Druck auf den Schlauch aus, dem seine Elasticität das Gleichgewicht hält. Man könnte sagen, dass der Plasmakörper noch turgescire, ohne seine Turgescenz auf die Zellhaut übertragen zu können. Der Druck des Zellsaftes kann selbstverständlich nur ein allseitig gleicher sein, daher das Bestreben des Inhaltskörpers, Kugelform anzunehmen. Die geringe Permeabilität für die gelösten Stoffe des Zellinhaltes ist aber eine der wichtigsten Eigenschaften des lebenden Plasma; daher darf man aus dem Bestreben eines Plasmakörpers, die Kugelform anzunehmen, ohne Zweifel folgern, dass er sich noch im lebendigen Zustande befindet.

Ganz anders verhalten sich die zusammengefallenen Plasmasäcke eines künstlich, z. B. durch Hitze, getödteten Gewebes. Sie sind durchlässig für alle Substanzen, welche man darauf untersuchen kann; sie zeigen keine Spannung mehr, und nichts deutet darauf hin, dass sie noch etwas Anderes umschliessen könnten, als dieselbe Flüssigkeit, in der sie liegen. Ohne Zweifel sind diese Merkmale ein Kennzeichen des Todes. Bestätigt wird diese Betrachtung durch folgenden Versuch. Wenn man dünne Schnitte aus einem plasmolytischen Gewebe, in dessen Zellen Plasmakörper kuglig isolirt sind, unter dem Mikroskope allmählich erwärmt, so wird man beim Ueberschreiten der oberen Temperaturgrenze ihres Lebens die Veränderungen wahrnehmen können, welche der Tod mit sich führt. So lange jene Temperaturgrenze nicht erreicht ist, zeigen die Plasmakörper eine glatte, kuglige, gespannte Oberfläche, bestehen sie aus einer hellen, homogenen Substanz und schliessen sie den Farbstoff des Zellinhaltes vollständig ab. Sobald aber die obere Grenze erreicht wird, ändert sich dies Alles plötzlich und mit einem Male. Man sieht unter seinen Augen das Plasma plötzlich zusammenfallen, Falten werfen und runzlig werden und sieht den farbigen Zellsaft austreten [1]). Kein Zweifel, dass der gespannte Zustand dem Leben, der zusammengefallene dem Tode entspricht [2]).

Die glatte Contour, die glashelle Substanz und die gespannte

---

1) Ich machte diese Beobachtungen zumal an Zellen aus rothen Rüben, welche, nachdem die Plasmakörper in einer Kochsalzlösung allseitig von der Zellhaut isolirt waren, auf dem Objectträger im Sachs'schen Wärmkasten (Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., S. 707) erwärmt wurden.

2) Vergl. hierüber auch Hofmeister, Die Pflanzenzelle, S. 5.

Oberfläche, habe ich bei meinen Untersuchungen gewöhnlich als Merkmale des lebenden Zustandes der abgelösten Plasmakörper benutzt. Ich beobachtete sie in plasmolytischen Zellen überall, wo nicht eine Ursache des Todes bereits die Versuchsobjecte beeinflusst hatte. In den folgenden Abschnitten werde ich mich gewöhnlich dieses Merkmals bedienen.

Als das Resultat unserer bisherigen Untersuchungen können wir feststellen, dass bei der Plasmolyse die abgelösten Protoplasmakörper alle Merkmale des lebendigen Zustandes behalten, wenigstens alle diejenigen, welche einer mikroskopischen Prüfung zugänglich sind.

Für die Zellhaut dürfen wir auf mikroskopischem Wege eine solche Entscheidung nicht erwarten. Ich glaube nicht, dass es sichere Kennzeichen gibt, welche die todten Zellhäute unter dem Mikroskop immer von lebendigen unterscheiden lassen. Wir können hier nur zwei Punkte anführen. Einmal sind die Zellhäute plasmolytischer Sprosse noch elastisch, anderseits sind sie noch in hohem Grade permeabel. Da aber gestorbene Zellhäute jedenfalls auch die letztere Eigenschaft besitzen und vielleicht auch die erstere, so scheint es überflüssig, diese Punkte, die ohnehin aus den bis jetzt beschriebenen Versuchen leicht zu beweisen sind, hier noch ausführlich zu erörtern.

§ 9.

Die zur Ablösung des Protoplasma erforderliche Concentration der Salzlösung.

Unsere Methode beruht auf dem Satze, dass Salzlösungen gewisser Concentrationen das Protoplasma der Zellen von der Zellwand ablösen und diese dadurch in den plasmolytischen, spannungslosen Zustand versetzen. Es ist also erforderlich, zu wissen, in welchen Concentrationen wir die Lösungen dabei anwenden müssen. Aus vielen Rücksichten empfiehlt es sich, die schwächsten Lösungen zu gebrauchen, die noch eine völlige Aufhebung der Turgorausdehnung verursachen. Wir wollen deshalb jetzt die Frage vornehmen, welche die niedrigste Concentration ist, welche noch Plasmolyse hervorbringt.

Wir werden finden, dass diese Concentrationsgrenze sich im All-

gemeinen für bestimmte Salze bis auf wenige Grade feststellen lässt, dass aber Schwankungen von wenigen Graden durch die verschiedensten Ursachen herbeigeführt werden können.

Die Natur der angewandten Lösung übt selbstverständlich einen sehr grossen Einfluss aus, indem die Concentrationsgrenze offenbar um so niedriger liegen wird, je grösser die Anziehungskraft der gelösten Substanz zu Wasser ist. Eine Vergleichung der Grenze für Zucker und Salpeter ergibt dies aufs Deutlichste. Für Rohrzucker fand ich diese Grenze bei allen noch wachsenden Parenchymzellen des Markes und der Rinde junger Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha* zwischen 20 und 30%, für Salpeter und Kochsalz dagegen ungefähr bei 5%. In der zwanzigprocentigen Zuckerlösung war in keiner Zelle Plasmolyse eingetreten, ja die Sprosse waren darin kaum merklich erschlafft.

Bei den folgenden Versuchen habe ich hauptsächlich Lösungen von Kalisalpeter, einige Male auch solche von Kochsalz benutzt. Die erforderlichen Concentrationsgrenzen dieser beiden Substanzen sind nur unerheblich von einander verschieden.

In erster Linie ist hervorzuheben, dass wie zu erwarten war, die geringste zur Plasmolyse erforderliche Concentration je nach den untersuchten Pflanzen und Pflanzentheilen eine verschiedene ist. Doch sind die specifischen Unterschiede meist geringe und oft nicht auffallend grösser als die individuellen Verschiedenheiten zwischen gleichnamigen Theilen derselben Species. Deshalb unterlasse ich es, hier Beispiele anzuführen.

Die niedrigste für die Plasmolyse erforderliche Concentration einer Salzlösung ist nicht für alle Zellen desselben Gewebes genau dieselbe. Legt man noch wachsende Sprosstheile derselben Pflanzenspecies in Salpeterlösungen von 2, 3, 4 und 5% und untersucht man nach 3—4 Stunden mikroskopische Schnitte aus gleich alten Theilen dieser Sprosse unter starker Vergrösserung, so wird man einen allmählichen Uebergang finden. So z. B. in den halbwegs gestreckten Zellen junger Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha.* Bei 2% fand ich hier in keiner Zelle auch nur die geringste Spur einer Ablösung des Plasma. Bei 3% zeigten vereinzelte Zellen im Marke geringe Spuren von Ablösung. Bei 4% fand ich im Marke in den meisten Zellen eine Ablösung an den Ecken; in einigen Zellen war sogar das Plasma bereits von einer oder den beiden Querwänden abgelöst, in einigen anderen Zellen dagegen, sowie in allen Zellen des Gefässbündels und der Rinde beobachtete ich keine Ablösung. Bei 5% war in allen Zellen des Markes der Primordial-

schlauch in länglich ovaler Form von dem grössten Theile der Zellhaut abgelöst; im Rindenparenchym sah ich in vielen Zellen Plasmolyse, in vielen anderen nicht. Es folgt aus diesen und ähnlichen Beobachtungen, dass die niedrigste Concentration für die Plasmolyse bei gleichartigen benachbarten Zellen desselben Gewebes häufig um 1—2% verschieden sein kann. Sehr einzelne Zellen weichen mitunter noch weiter von der mittleren Grenze ab.

Auch das Alter der Zellen hat einen Einfluss auf diese Grenze; im Allgemeinen kann man sagen, dass sie mit zunehmendem Alter abnimmt. So beobachtete ich in dem Marke der oben erwähnten Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha* in einer dreiprocentigen Salpeterlösung nur in der älteren Zone der wachsenden Strecke in einigen Zellen, aber nicht in allen, die Plasmolyse; bei 4% in allen Zonen mit Ausnahme der jüngsten (20 Mm. langen), und zwar um so mehr, je älter die Zone war; erst bei 5% trat die Ablösung auch in der jüngsten Zone auf, doch nur in geringem Grade, während sie jetzt in allen übrigen Zonen schon sehr bedeutend war; doch fand ich auch hier die Ablösung um so stärker, je älter die untersuchte Zone war. Um einigermassen das Alter der zu den hier gegebenen Beispielen benutzten Blüthenstiele beurtheilen zu lassen, gebe ich an, dass das Maximum der Partialzuwachse in ihnen in einer Entfernung von ungefähr 30 Mm. von der Endknospe lag, wie Controlleversuche zeigten.

Die Concentrationsgrenze ist für das Rindenparenchym, die Elemente des jungen Gefässbündels und das Mark nicht wesentlich verschieden. Nur liegt sie häufig beim Marke etwas niedriger als bei der Rinde und dem Gefässbündel. So findet man häufig in den jungen, noch nicht halbwegs gestreckten Zonen die Plasmolyse im Marke bei 5% Salpeterlösung deutlich ausgesprochen, während sie in der Rinde und im Gefässbündel noch nicht oder nur in einzelnen Zellen stattfand. So fand ich es z. B. bei Bülthenstielen von *Cephalaria leucantha*, *Psoralea orbicularis*, *Plantago amplexicaulis*. In den älteren Theilen der wachsenden Strecke dieser Sprosse hatte die fünfprocentige Lösung auch in der Rinde und im Gefässbündel die Protoplasmakörper sich von der Zellwand zurückziehen lassen.

Endlich ist zu erwähnen, dass auch individuelle Verschiedenheiten wahrgenommen werden und dass diese nicht selten bedeutendere Unterschiede hervorrufen als die bis jetzt verzeichneten. Um nur ein Beispiel zu nennen, führe ich an, dass, während ich gewöhnlich an jungen Blüthenstielen von *Cephalaria leucantha* in 4% Salpeterlösung weitaus die meisten Zellen plasmolytisch fand,

ich einmal in einigen der Länge nach halbirten, während zwei Stunden in 5% Salpeterlösung aufbewahrten, den übrigen anscheinend gleichen Sprossen dieser Pflanze noch keine oder doch nur stellenweise eine geringe Ablösung der Plasmakörper fand. Ich lasse es dahin gestellt, ob solche Unterschiede durch die Trockenheit oder Feuchtigkeit des Wetters oder des Standorts, oder durch andere Ursachen bedingt werden können.

Abgesehen von all' diesen kleinen Verschiedenheiten kann man im Grossen und Ganzen den Satz aufstellen, dass die niedrigste für die Plasmolyse erforderliche Concentration einer Salpeter- (oder Kochsalz-)lösung etwa 5% beträgt. In solchen Lösungen werden bei fast allen von mir untersuchten Arten weitaus die meisten Zellen sowohl in den verschiedenen Geweben, als in den verschieden alten wachsenden Zonen plasmolytisch. So z. B. ausser den bereits genannten: in Blüthenstielen von *Froelichia floridana, Dahlia variabilis, Tyrimnus leucographus*, in den Blattstielen von *Cucurbita Pepo* und in den Ausläufern von *Fragaria grandiflora*.

Die angeführten Verschiedenheiten machen aber, dass die Grenze keine scharfe ist. Dieser Umstand ist sehr wichtig. Denn es leuchtet ein, dass man für meine Methode nur solche Lösungen wählen darf, in welchen *alle* wachsenden Zellen der Versuchsobjecte plasmolytisch werden. Es reicht nicht hin, dass weitaus die meisten ihren Turgor verlieren, auch in den letzten Zellen muss der Turgor aufgehoben werden. Denn erst dann ist der Spross völlig spannungslos und entspricht seine Länge genau dem plasmolytischen Zustande. Hieraus folgt, dass Lösungen von 5% Salpeter oder Kochsalz für unsere Methode meist noch zu verdünnt sind, dass man die Concentration wenigstens einige Grade höher wählen muss. Wie viel sie höher sein muss, lässt sich nicht auf mikroskopischem Wege entscheiden. Der Verlauf dieser Arbeit wird zeigen, dass in vielen Fällen bereits 7 bis 8% hinreichen und dass wohl in allen Versuchen zehnprocentige Lösungen dem Zwecke völlig entsprechen.

IV. Die Pflanzentheile bleiben in den Salzlösungen lebendig.

§ 10.

Wachsthum von Sprossen in verdünnten Salzlösungen.

Dass Sprosse in Salzlösungen niederer Concentration lebendig bleiben, geht am klarsten aus der Thatsache hervor, dass sie darin

noch wachsen können. Freilich darf man aus verschiedenen Gründen kein rasches oder irgendwie ansehnliches Wachsthum erwarten. Denn erstens sind die Umstände für eine rasche und völlig normale Athmung offenbar ungünstig, und zweitens muss die Verminderung des Turgors die Wachsthumsgeschwindigkeit entsprechend herabsetzen. Man findet dann auch gewöhnlich das Wachsthum um so geringer, je bedeutender die Verminderung des Turgors war, d. h. also je höher die Concentration der Lösung ist.

Nicht jede Verlängerung, welche ein lebendiger Spross in einer Salzlösung zeigt, darf ohne Weiteres als Wachsthum betrachtet werden. Findet in sehr verdünnten Lösungen von Anfang an eine Zunahme der Länge statt, so wird diese einfach auf Wasseraufnahme beruhen können. In der That, es muss dies der Fall sein sobald die angewendete Salzlösung relativ weniger concentrirt, als der Zellsaft der Zellen, und also das Wasser mit grösserer Kraft von den Zellen als von der Lösung angezogen wird. Eine solche Verlängerung kann durch entgegengesetzte äussere Einflüsse, welche Wasserabgabe veranlassen, rückgängig gemacht werden, und kann also nicht als Wachsthum betrachtet werden. Wenn aber in den ersten Augenblicken des Aufenthaltes in der Salzlösung eine Verkürzung des Sprosses beobachtet wird, so weiss man, dass eine solche Verlängerung durch Wasseraufnahme ausgeschlossen ist. Findet dann, nachdem der Spross aufgehört hat, sich zu verkürzen, wieder eine langsame Verlängerung statt, so geschieht dies offenbar unter constant bleibenden äusseren Bedingungen. Eine solche nachträgliche Längenzunahme muss also nach der gebräuchlichen Definition als Wachsthum bezeichnet werden.

Diese Gründe machen es auch wünschenswerth, die Sprosse nicht einfach als Ganzes zu messen, sondern sie in Partialzonen einzutheilen und so zu beweisen, dass nicht etwa an einer Stelle Verkürzung und an einer anderen Verlängerung stattfindet, sondern dass alle sich erst verkürzen und später verlängern.

Nach diesen Erörterungen kann ich zur Beschreibung einiger Versuche schreiten, welche ich als Beispiele aus einer längeren Versuchsreihe auswähle. Versuchsobjecte waren junge Blüthenstiele von *Froelichia floridana* und *Plantago amplexicaulis*. Um die Salzlösungen besser eintreten zu lassen, wurden sie der Länge nach halbirt. Auf die Blüthenstiele wurden, von der unteren Grenze ihrer noch jugendlichen Inflorescenz aus, Tuschemarken in Entfernungen von je 20 Mm. aufgetragen. Dann wurden sie in Lösungen von Kalisalpeter von 2.5—5% gebracht, und nach 1, 3 und 8 Stun-

den wurden die Entfernungen der Marken an einem Millimeterstabe gemessen. Ich erhielt dabei folgende in Mm. ausgedrückte Zahlen.

I. *Froelichia floridana.*
Salpeterlösung von 2.5 %.

	Länge in der Salzlösung nach			Verkürzung in der 1sten Stunde	Wachsthum in der Salzlösung	
	1 St.	3 St.	8 St.		in 2 St.	in 7 St.
Zone I oben	18.6	18.9	19.7	1.4	0.3	1.1
„ II	18.7	19.2	19.5	1.3	0.5	0.8
„ III	18.9	19.1	19.7	1.1	0.2	0.8
„ IV	18.9	19.0	19.4	1.1	0.1	0.5
„ V	19.1	19.4	19.7	0.9	0.3	0.6

Gesammtverkürzung 5.8 Mm.
Gesammtwachsthum 3.8 Mm.

II. *Plantago amplexicaulis.*
Salpeterlösung von 2.5 %.

	Länge in der Salzlösung nach			Verkürzung in der 1sten Stunde	Wachsthum in der Salzlösung	
	1 St.	3 St.	8 St.		in 2 St.	in 7 St.
Zone I oben	18.7	18.9	19.5	1.3	0.2	0.8
„ II	18.9	19.1	19.6	1.1	0.2	0.7
„ III	19.2	19.6	19.9	0.8	0.4	0.7
„ IV	19.2	19.4	20.0	0.8	0.2	0.8

Gesammtverkürzung 4.0 Mm.
Gesammtwachsthum 3.0 Mm.

III. *Froelichia floridana.*
Salpeterlösung von 5 %.

	Länge in der Salzlösung nach			Verkürzung		Wachsthum in der Lösung
	1 St.	3 St.	8 St.	in 1 St.	in 3 St.	in 5 St.
Zone I oben	18.6	18.4	19.0	1.4	1.6	0.6
„ II	18.9	18.8	19.2	1.1	1.2	0.4
„ III	18.9	19.0	19.1	1.1	1.0	0.1
„ IV	18.6	18.6	18.8	1.4	1.4	0.2
„ V	18.7	18.4	18.9	1.3	1.6	0.5

Gesammtverkürzung 6.8 Mm.
Gesammtwachsthum 1.8 Mm.

Bei *Plantago amplexicaulis* fand in einer fünfprocentigen Lösung nur noch in der jüngsten Zone ein geringes Wachsthum statt. Andere Exemplare der beiden angewandten Arten zeigten bei 5% kein Wachsthum, sie waren plasmolytisch. In siebenprocentigen Lösungen untersucht, zeigte kein einziges Exemplar nachherige Verlängerung.

Sehr geeignete Pflanzen für diese Versuche sind auch *Butomus umballatus* und *Menyanthes trifoliata*; bei den Blüthenschäften der ersteren Art beobachtete ich sowohl in 2.5 als in 4 procentigen Salpeterlösungen Wachsthum; bei der letztgenannten Pflanze habe ich diese Erscheinung bis jetzt nur in 2.5 procentigen Lösungen desselben Salzes constatirt.

Fassen wir die Resultate obiger Versuche zusammen, so sehen wir, dass in Salzlösungen, welche den Turgor eines Pflanzentheils nicht vollständig aufheben, aber doch sehr wesentlich vermindern, noch Wachsthum möglich ist. Im Allgemeinen fand ich dabei das Wachsthum um so geringer, je höher die Concentration, je bedeutender also die Verminderung des Turgors war. Es leuchtet ein, dass die Kenntniss dieser Beziehung zwischen der Ergiebigkeit des Wachsthums und der Grösse der Turgorausdehnung von grösster Bedeutung für die mechanische Wachsthumstheorie ist. Ich zweifle nicht, dass die weitere Ausbeutung der hier nur angedeuteten Untersuchungsmethode zur Auffindung wichtiger Thatsachen für die Lehre des Wachsthums führen wird. Im nächsten Paragraphen werde ich hierauf zurück zu kommen haben, und werden wir in den Wurzeln ein viel besseres Material zu solchen Versuchen kennen lernen.

Die Thatsache, dass Sprosse bei künstlich vermindertem Turgor noch wachsen können, lässt sich nicht nur in Salzlösungen, sondern auch in Zuckerlösungen beweisen. Es wird hinreichen, hier nur ein Beispiel zu beschreiben. Ich wähle dazu einen Versuch mit *Cephalaria leucantha*, der uns Gelegenheit geben wird, einige nicht uninteressante Punkte näher zu beleuchten.

Junge Blüthenstiele gleichen Alters und dem Ansehen nach einander möglichst gleich wurden in grösserer Zahl ausgewählt. Auf jedem wurde die jüngste Strecke in einer Länge von 80 Mm. durch zwei feine Tuschestriche bezeichnet, die Sprosse dann der Länge nach halbirt und in Rohrzuckerlösungen verschiedener Concentration gebracht. Die benutzten Concentrationen sind 5, 10, 15, 20 und 30%; bei 20% wurden die Protoplasmakörper noch nicht von der

Zellhaut abgelöst, bei 30% fand dieses aber statt. Die Versuchsreihe mit einer so hoch concentrirten Lösung ist also nur zur besseren Beurtheilung der anderen hinzugefügt.

Cephalaria leucantha.

	Concentration der Lösung	Länge in der Zuckerlösung nach		Verkürzung in den ersten	Wachsthum in den folgenden
		2 St.	48 St.	2 St.	46 St.
I	5 %	81.5	83.5	—	2.0
II	10 %	81.0	82.5	—	1.5
III	15 %	79.5	81.0	0.5	1.5
IV	20 %	77.0	78.5	3.0	1.5
V	25 %	75.5	74.5	4.5	—

Die Zahlen sind Mittelwerthe aus je zwei Sprosshälften.

Man sieht, dass bei 5 und 10% von Anfang an eine Zunahme der Länge stattfindet; diese beiden Versuche sind also nach unserer obigen Erörterung nicht beweiskräftig. Dagegen fand sowohl bei 15 als bei 20% erst Verkürzung und dann Verlängerung statt; letztere müssen wir also als Wachsthum auffassen. Bei 30% wurde, wie zu erwarten war, kein Wachsthum beobachtet; hier dauerte nach zwei Stunden die Verkürzung noch fort. Die Sprosse in dieser Lösung waren ganz schlaff, wogegen die in den übrigen Lösungen liegenden alle mehr oder weniger steif waren.

Ich will nicht unterlassen, den bedeutenden Unterschied zwischen Zuckerlösungen und Salpeter- oder Kochsalzlösungen hier hervorzuheben. Von letzteren reichte bei *Cephalaria* 4—5%, von ersteren erst etwa 30% hin, um in den meisten Zellen das Plasma von der Zellwand abzulösen. Eine zwanzigprocentige Zuckerlösung zieht hier das Wasser mit merklich geringerer Kraft an als eine vier- bis fünfprocentige Lösung jener Salze [1]). Viel mehr als die gewöhnlich von mir benutzten Salzlösungen sind daher diese Versuche mit Zuckerlösungen geeignet, um in klarer Weise zu zeigen, wie unerwartet gross die wasseranziehende Kraft jugendlicher, wachsender Pflanzentheile ist.

Siehe oben S. 91.

§ 11.

Wachsthum von Wurzeln in verdünnten Salzlösungen.

Sprosse bieten bei Wachsthumsversuchen in Salzlösungen den grossen Nachtheil, dass sie sich unter höchst abnormen äusseren Bedingungen befinden, ein Umstand, der nur eine kurze Dauer der Versuche erlaubt. Dieser Nachtheil fällt weg, wenn man statt der oberirdischen Pflanzentheile Wurzeln wählt. Diese können bekanntlich in verdünnten wässerigen Lösungen ihrer Nährstoffe ebenso gut leben als in Erde.

Aus den bei Wasserculturen gemachten Erfahrungen ist es bekannt, dass in Lösungen der gewöhnlichen Nährstoffmischungen die Wurzeln um so länger werden, je verdünnter die Lösung ist. Diese bis jetzt nur empirisch festgestellte Thatsache findet in dem im vorigen Paragraphen mitgetheilten Satze ihre völlige Erklärung. Die Turgorausdehnung in den wachsenden Zellen der Wurzeln hängt von der Concentration der Salzlösung ab und bedingt ihrerseits die Geschwindigkeit des Wachsthums. Die Nährstofflösung retardirt das Wachsthum in dem Grade, in welchem sie den Turgor vermindert.

Um die Richtigkeit dieser Erklärung zu beweisen, ist es nothwendig, die Versuche in viel einfacherer Weise zu wiederholen, als dies bis jetzt gewöhnlich geschah. Statt der ziemlich complicirten Nährstofflösung sind einzelne Salze zu nehmen, und ist ihre Wirkung getrennt von anderen zu studiren. Um den Einfluss der Salze als Nährstoffquelle auszuschliessen, empfiehlt es sich für diese Versuche, Keimpflanzen zu wählen, da diese keiner Aufnahme von Salzen bedürfen, um sich normal zu entwickeln. Auch kann man solche Salze nehmen, denen, wie z. B. Kochsalz, ein ernährender Einfluss beim Keimungsprocess bekanntlich nicht zukommt.

Wiederholt man nun die Versuche unter Beobachtung dieser Vorschriften, so findet man zunächst, dass jedes einzelne Salz das Wachsthum der Wurzeln um so mehr verlangsamt, in je concentrirterer Lösung es angewendet wird. So verlängerten sich z. B. die Hauptwurzeln junger Keimpflanzen von Hühnermais in 24 Stunden:

in einer Salpeterlösung von	Zuwachs in Mm.
0.5 %	22.0 Mm.
1.0 %	16.5 „
1.5 %	11.5 „
2.0 %	7.0 „

Die Zahlen sind Mittelwerthe aus je drei Wurzeln; die Versuchsobjecte waren gleich alt und möglichst gleichartig ausgewählt.

Zu sehr auffallenden Resultaten führt die Vergleichung der Einwirkung verschiedener Salze auf das Wachsthum. Im vorigen Paragraphen zeigte ich, wie man von Zuckerlösungen weit höhere Concentrationen braucht als von Salpeterlösungen, um den gleichen Effect zu erreichen. Derselbe Unterschied zeigt sich nun zwischen verschiedenen Salzlösungen. Ich will hier beispielsweise einen Versuch anführen, in dem die Wirkung von Chlorkalium mit derjenigen von schwefelsaurer Magnesia verglichen wird. Als Versuchsobject dienten Hauptwurzeln von jungen Keimpflanzen von Hühnermais.

Aus einer grossen Anzahl gleichzeitig in Sägespänen ausgesäeter Samen wurden nach einiger Zeit 12 möglichst stark entwickelte und gleich kräftige Keimpflanzen ausgesucht. Diese wurden jede an eine lange Stecknadel befestigt, und mittelst dieser so über Wasser aufgehängt, dass der Same dicht über der Wasseroberfläche festgehalten wurde, die Wurzel darin aber senkrecht hinabstieg. Die zu diesen Zwecken benutzten Glascylinder waren in ähnlicher Weise construirt als die von Sachs bei seinen Untersuchungen über das Wachsthum der Wurzeln angewandten[1]. Ich liess sie nun in dem Brunnenwasser während 24 Stunden wachsen, und mass dann ihr Wachsthum mittelst vorher angebrachter Marken. Ich überzeugte mich dadurch, dass die Exemplare hinreichend vergleichbar waren, und theilte nun die 12 Keimpflanzen in 3 Gruppen, in der Weise, dass die Summe der Zuwachse von den 4 Exemplaren in den 3 Gruppen gleich gross war. Jede Gruppe kam in einen eigenen Cylinder, und erhielt darin statt Wasser die betreffende Salzlösung. Nach 24 und nach 2 × 24 Stunden mass ich die Wurzeln wieder und erhielt nun für die 3 Gruppen folgende Zahlen, welche also die Summen der Zuwachse von je 4 Wurzeln in Mm. ausdrücken:

	Zuwachse in den ersten 24 Stunden.	Zuwachse in den folgenden 24 Stunden.
In 2 % Chlorkalium	10.5 Mm.	5.5 Mm.
In 6 % schwefelsaurer Magnesia[2]	18.0 „	11.0 „
In 1 % schwefelsaurer Magnesia .	21.0 „	20.0 „

Im Brunnenwasser war der Zuwachs in den einzelnen Gruppen in 24 Stunden 31.0—32.0 Mm. gewesen.

1) Sie finden sich in der betreffenden Abhandlung von Sachs abgebildet: Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln, Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg III, S. 387, fig. 1. A. B.

2) Auf das wasserfreie Salz berechnet.

Am ersten Tage des Aufenthaltes in den Lösungen war deren Einwirkung offenbar noch keine vollständige, daher sind die Zuwachse an jenem Tage grösser als an dem folgenden Tage.

Ganz unerwartet scheint das Resultat, dass in einer 6 procentigen Lösung von schwefelsaurer Magnesia noch ein nicht unbeträchtliches Wachsthum stattfindet. Denn bei gewöhnlichen Nährstoffmischungen gelten so hohe Procentgaben allgemein als schädlich. Noch mehr muss aber auffallen, dass eine 2 procentige Chlorkaliumlösung das Wachsthum in weit wirksamerer Weise verlangsamt, als sogar die 6 procentige Lösung des ersterwähnten Salzes. Die beiden Thatsachen werden aber vollständig begreiflich, sobald man bedenkt, dass die wasseranziehende Kraft der schwefelsauren Magnesia im Vergleich mit derselben Eigenschaft von Chlorkalium eine sehr geringe ist 1), dass also sehr verschiedene Concentration dieser beiden Salze erforderlich sind, um den Turgor der Wurzelzellen in gleich starkem Maasse zu vermindern.

Es würde mich von meinem eigentlichen Gegenstande zu weit entfernen, wollte ich hier die verschiedenen Fragen auch nur kurz angeben, deren Lösung auf dem hier angedeuteten Wege möglich ist. Ich will nur noch hervorheben, dass die Wurzeln für diese Versuche ein in jeder Hinsicht besseres Material liefern als Sprosse oder Blätter, und dass es sich also empfiehlt, jene als eigentliche Untersuchungsobjecte zu wählen. Die oberirdischen Organe wären dann nur soweit zu benutzen, als erforderlich ist um zu entscheiden, in wiefern die an Wurzeln erhaltenen Resultate auch für sie Geltung haben.

§ 12.

Auswaschen von Salzlösungen niederer Concentration.

Wenn der Aufenthalt eines wachsenden Pflanzentheils in einer Salzlösung von geringer Concentration nicht so lange gedauert hat, dass das Organ bereits bleibenden Schaden genommen hat, kann man das Salz ohne Gefahr für das Leben wieder auswaschen. Man braucht dazu einfach die Pflanzentheile aus der Lösung zu nehmen und sie in viel reines Wasser zu legen. Hier geben sie durch Diffusion das Salz ab und nehmen gleichzeitig Wasser auf. Dem entsprechend dehnen sie sich auf ihre frühere Länge aus, und verhalten sich dann wie frisch abgeschnittene und in Wasser gelegte Organe.

---

1) Siehe oben S. 91.

Unter Salszlösungen geringer Concentration verstehe ich dabei diejenigen, welche das Plasma in den Zellen nicht von der Zellhaut ablösen. Wesentliche Veränderungen finden weder beim Bringen der Sprosse in solche Lösungen, noch beim Auswaschen derselben statt, mit Ausnahme der Abgabe, resp. Aufnahme von Wasser durch den Zellsaft, und der entsprechenden Verkleinerung resp. Vergrösserung des Organs.

Folgender Versuch mit *Cephalaria leucantha* gibt uns eine Vorstellung über die dabei stattfindenden Längenänderungen. Er wurde mit jungen Blüthenstielen angestellt, welche der Länge nach vorsichtig in zwei genau gleiche Hälften getheilt wurden, um die Lösung besser und rascher eindringen zu lassen. Auf jede Sprosshälfte wurde die jüngste Strecke in einer Länge von 100 Mm. durch zwei Marken bezeichnet. Für den Versuch waren möglichst gleiche Blüthenstiele ausgesucht; in jede Lösung kamen zur Erhöhung der Vergleichbarkeit drei Sprosshälften, so dass die anzuführenden Zahlen immer Mittelwerthe aus je drei Beobachtungen sind. Die Sprosshälften wurden nur 5 Stunden in den Salpeterlösungen gelassen, und dann in reines Brunnenwasser gebracht, das von Zeit zu Zeit erneuert wurde. Die Messungen ergaben in Mm. folgende Resultate.

Cephalaria leucantha.

	Concentration der Salpeterlösung	Länge in der Salzlösung nach 5 St.	Länge im Wasser nach 3 St.	Verkürzung in der Salzlösung in 5 St.	Verlängerung im Wasser in 3 St.
I	1 %	100.3	103.1	—	2.8
II	2 %	98.6	101.8	1.4	3.2
III	3 %	97.0	101.0	3.0	4.0
IV	4 %	93.5	100.9	6.5	7.4

Bei 1% fand schon in der Salzlösung Verlängerung statt; bei 2, 3 und 4% verkürzten sich die Sprosse, doch verlängerten sie sich beim Auswaschen der Lösungen wieder, bis etwas über die anfängliche Länge hinaus, was wohl dem erhöhten Turgor durch weitere Wasseraufnahme zugeschrieben werden muss.

In einem andern Versuche wurden zwei Sprosshälften von *Cephalaria* in 5% Salpeterlösung gebracht, wo sie sich um 4.0 resp. 5.4 Mm. verkürzten. Nach 4 Stunden waren ihre Plasmakörper nicht von der Zellwand abgelöst; jetzt wurde das Salz ausgewaschen,

und die Sprosse verlängerten sich in kurzer Zeit wieder bis über ihre Anfangslänge.

Aus Zuckerlösungen von 15—20% kann man Blüthenstiele von *Cephalaria* noch nach viel längerer Zeit ohne Gefahr für ihr Leben in Wasser überbringen. Ich habe einige nach einem Aufenthalte von 2 × 24 Stunden herausgenommen und die eingedrungene Lösung ausgewaschen, und fand, dass sie dabei ihren früheren Turgor wieder vollständig annahmen, ja bedeutend länger wurden als sie vor Anfang des Versuchs waren, da sie in den Lösungen gewachsen waren (Vergl. § 10).

Weitere Beispiele lieferten mir junge Blüthenstiele von *Thrincia hispida* und *Plantago amplexicaulis*, sowie Ausläufer von *Fragaria grandiflora*, welche während 4 Stunden in einer 4 procentigen Salpeterlösung gelegen hatten. Sie hatten da im Mittel aus mehreren Exemplaren 3.8, resp. 1.5, resp. 3.4 Mm. an Länge verloren, und erreichten nachher bei einem sechsstündigen Aufenthalte im Wasser ihre frühere Länge wieder. Jetzt nahm ich die Blüthenstiele der beiden genannten Arten aus dem Wasser und stellte sie in einem Glase auf, wo nur ihre Schnittfläche noch in Wasser tauchte. Hier wuchsen sie weiter und verlängerten sich im Mittel in 12 Stunden um 2.1 resp. 4.0 Mm.

Viel deutlicher beobachtete ich das Wachsthum nach dem Auswaschen einer Salzlösung in dem folgenden Versuch:

An einem jungen, etwa einen halben Meter hohen und kräftigen Exemplar von *Phaseolus multiflorus*, das in einem Topfe gezogen war, wurde die jüngste Spitze durch zwei Marken in einer gegenseitigen Entfernung von 80 Mm. bezeichnet. Darauf wurde dieser Gipfel, ohne von der Pflanze abgeschnitten oder irgendwie verletzt zu werden, in eine vierprocentige Salpeterlösung getaucht. Nach zwei Stunden war er darin ganz schlaff geworden und hatte sich um 2.8 Mm. verkürzt. Jetzt wurde er in reines Wasser getaucht, wo die Entfernung der Marken nach einer Stunde wieder auf 80 Mm. stieg; dabei wurde der Gipfel frisch, weshalb ich ihn jetzt aus dem Wasser nahm und die Pflanze zum weiteren Wachsthum ans Fenster stellte. Der Gipfel wuchs hier freudig weiter, und als nach mehreren Tagen die markirte Stelle ausgewachsen war, hatte sie eine Länge von 101 Mm. erreicht, was also einen nachherigen Zuwachs von 21 Mm. bedeutet.

Aus den beschriebenen Versuchen geht hervor, dass man Salzlösungen geringer Concentration auf jugendliche Pflanzentheile während mehrerer Stunden einwirken lassen und nachher wieder

auswaschen kann, ohne dass in irgend einer Weise eine bleibende Beschädigung zu bemerken wäre. Dass dieser Satz ebenso gut für Wurzeln gilt wie für Sprosse, braucht wohl kaum bemerkt zu werden.

§ 13.

Auswaschen von Salzlösungen höherer Concentration.

Es ist für unsere Methode eine Aufgabe von höchster Wichtigkeit, den Beweis zu liefern, dass die Ablösung des Plasma von der Zellwand in den Zellen eines Organs ohne den geringsten Schaden für das Leben dieses Organs stattfinden kann. Wir haben schon eine Reihe von Argumenten vorgebracht, welche unserm Satze einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit verleihen, und wollen diese Ausführungen jetzt dadurch zum Abschluss bringen dass wir einen directen, unwiderleglichen Beweis zu geben suchen. Es sei erlaubt, vorher die bereits feststehenden Thatsachen in kurzem Ueberblick vorzuführen.

Für die von der Zellwand isolirten, in der Zellhöhlung mehr oder weniger freiliegenden Protoplasmakörper haben wir in § 8 unseren Satz vollständig bewiesen. Wir sahen dort, dass alle mikroskopischen Merkmale, welche lebendes Plasma von todtem unterscheiden, einstimmig den lebenden Zustand der Plasmakörper plasmolytischer Zellen anzeigten. Die Undurchdringlichkeit für Farbstoffe und andere gelöste Körper, das glashelle Aussehen, die glatte Oberfläche und die Neigung, Kugelform anzunehmen, waren Eigenschaften, welche alle an den in starken Salzlösungen abgelösten Plasmakörpern wahrzunehmen waren, welche aber dem todten Protoplasma ausnahmslos fehlen.

Für die Zellwand liess sich nur constatiren, dass in ihr bei der Plasmolyse keine mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderungen stattfinden. Viel wichtiger sind in dieser Beziehung die Ergebnisse des vorigen Paragraphen, da sie zeigen, dass die Zellhäute durch die Einwirkung von 4 procentigen Salpeterlösungen keinen bleibenden Schaden nehmen. Nun ist wohl nicht anzunehmen, dass die Zellwand sich bei der Plasmolyse erheblich anders verhält, als in Salzlösungen geringer Concentration, zumal da doch in den meisten Fällen bereits bei 5% die Mehrzahl der Zellen eines Organes plasmolytisch werden. Mit andern Worten, der Umstand, dass 4 procentige Lösungen für die Zellwand unschädlich sind, macht es in

hohem Grade wahrscheinlich, dass auch 5—7, ja wohl auch 10 procentige Lösungen sie nicht tödtlich angreifen werden.

Eine andere Frage ist aber diese: Können die isolirten Plasmakörper sich wieder in völlig normaler Weise an die Zellwand anlegen? Auch diese Frage haben wir bereits in einem für uns günstigen Sinne beantwortet, als wir die darauf bezüglichen Versuche Unger's beschrieben (§ 8, S. 405). Allerdings erlaubt die mikroskopische Beobachtung keine absolute Entscheidung, ob das beobachtete Anlegen ein völlig normales war oder nicht, doch war wenigstens kein sichtbarer Unterschied zwischen dem Zustande vor der Plasmolyse und demjenigen nach dem Auswaschen des Salzes vorhanden.

Fassen wir das Vorstehende zusammen, so wird es höchst wahrscheinlich, dass sich auch aus plasmolytischen Pflanzentheilen die Salzlösung wird auswaschen lassen, ohne dass dabei das Leben des Organs gefährdet wird. Die Erfahrung hat diese Vermuthung vollkommen bestätigt. Nur darf man nicht hoffen, dass diese Versuche ausnahmslos gelingen werden. Im Gegentheil, es fallen hier eine Reihe von Nebenumständen ins Gewicht, welche leicht viele Versuche resultatlos verloren gehen lassen, wenn man es versäumt, gewisse Vorsichtsmassregeln zu nehmen. Unter diesen will ich hier einige hervorheben, welche die Athmung der Zellen betreffen.

Junge, rasch wachsende Pflanzentheile bedürfen für ein kräftiges, energisches Leben einer ungestörten Athmung. Wird die Athmung auf längere Zeit verhindert oder beeinträchtigt, so sterben sie. Es ist bekannt, dass sie eine dauernde Infiltration ihrer Intercellularäume mit Wasser nicht ertragen. Ebensowenig ertragen sie einen längeren Aufenthalt in Salzlösungen, wie wir im nächsten Paragraphen noch näher ausführen werden. Daraus folgt, dass man, um beim Auswaschen des Salzes aus plasmolytischen Zweigen Aussicht auf Erfolg zu haben, diese nicht lange in der Lösung liegen lassen darf, sondern sie am besten herausnimmt, sobald sie im Salz ihren Turgor vollständig verloren haben, und alle Zellen also plasmolytisch geworden sind.

Beim Auswaschen ist ferner darauf zu achten, dass die Intercellularräume nach Beendigung der Operation vollständig frei von Wasser sein müssen, dass sie überall nur Luft führen dürfen. Denn wo dies nicht der Fall ist, kann ein Organ, auch wenn es beim Auswaschen seinen Turgor wieder völlig zurückbekommen hat, dennoch an den Folgen des Processes sterben. Häufig bleibt an einzelnen Stellen eines Sprosses beim Auswaschen der Salzlösung etwas Wasser in

den intercellularen Räumen; dann sieht man diese Stellen allmählig braun werden und bald deutlich faulen und erschlaffen. Das Wasser in den Lufträumen scheint sich dort schon bei der ersten Einwirkung der Salzlösung zu sammeln, da plasmolytische Zweige häufig aussehen, als ob sie injicirt wären. Um es nach dem Auswaschen zu entfernen, kann man es entweder verdunsten, oder besser es von den Zellen selbst aufnehmen lassen. Man braucht dazu nur so rasch auszuwaschen, dass alles Salz entfernt ist, bevor die Zellen eine hinreichende Menge Wasser aufgenommen haben, um sich wieder auf die frühere Länge auszudehnen. Dann nimmt man die Sprosse aus dem Wasser und legt sie an freie Luft. Hier suchen die Zellen sich weiter auszudehnen und finden dazu kein anderes Wasser,als das in den Lufträumen vorhandene. Indem sie dieses aufsaugen, entleeren sie die Lufträume und stellen so selbst die wichtigste Bedingung für ihre eigene Athmung, und somit für ihr eigenes Leben her.

Nach dieser Erörterung können wir zur Beschreibung einiger Beispiele übergehen. Ich wähle dazu eine Versuchsreihe, welche ich mit jungen Blüthenstielen von *Thrincia hispida* durchgeführt habe.

Junge, noch nickende Blüthenstiele dieser Pflanze wurden im Garten eingesammelt und für die Messungen dadurch vorbereitet, dass auf ihren jüngsten Theil feine Tuschestriche in Entfernungen von genau 20 Mm. aufgetragen wurden. Die erste Marke stand so dicht wie möglich unter der Blüthenknospe. Sobald die Marken hinreichend abgetrocknet waren, wurden sie in eine 10 procentige Lösung von Kalisalpeter gelegt. Nach zwei Stunden wurden alle gemessen und einige in ein grosses Gefäss mit Brunnenwasser geworfen, andere aber mikroskopisch untersucht. Es zeigte sich dabei das Protoplasma in allen Zellen des Markes von der Zellwand so stark abgelöst, dass es nur noch in einer mittleren Zone der cylindrischen Zelle mit der Zellwand in Berührung, an den Endflächen aber völlig abgelöst war. Die Plasmakörper hatten also nahezu eine ovale Form angenommen. So war es nicht nur in den jüngsten und den bereits mehr gestreckten, noch wachsenden Zellen, sondern auch in den ausgewachsenen. Die Sprosse waren also völlig plasmolytisch, wie dies übrigens nach den in § 9 beschriebenen Erfahrungen auch nicht anders zu erwarten war. Da die Verkürzung in den aus der Lösung ins Wasser gebrachten Sprossen eben so stark war, als in den mikroskopisch untersuchten, dürfen wir es als bewiesen betrachten, dass auch jene plasmolytisch waren.

Die ins Wasser geworfenen Exemplare nahmen hierin bald an

Länge zu und wurden dabei wieder völlig turgescent. Nach einer Stunde wurden sie herausgenommen und gemessen; sie hatten sich bereits etwas über ihre anfängliche Länge ausgedehnt. Sie wurden dann auf einer Glasplatte ausgebreitet, um etwas abzuwelken und dabei womöglich das etwa in den Lufträumen befindliche Wasser zu verlieren, und als dies lange genug gedauert zu haben schien, wurden sie in kleinen Glasgefässen mit der Schnittfläche in ein wenig Wasser gestellt. Nach 24 Stunden wurde untersucht, um wie viel sie weiter gewachsen waren.

Ich mass nicht nur den ganzen Spross, sondern stets die einzelnen, 20 Mm. langen Partialzonen. Es geschah dies, um mich zu überzeugen, dass überall erst in der Salzlösung Verkürzung und später, nach dem Auswaschen, Wachsthum stattfand, dass nicht etwa einige Strecken sich nur verkürzten und andere nur verlängerten (vgl. § 10, S. 414).

Es wird genügen, für einen der untersuchten Sprosse die erhaltenen Zahlen tabellarisch anzuführen.

Thrincia hispida.

	Längs nach				Verkürzung in der Salzlösung	Nachheriges Wachsthum an der Luft
	2 St. in der Salzlösung	1 St. im Wasser	24 St. an der Luft	2×24 St. an der Luft		
Zone I oben	19.8	20.3	31.2	40.0	0.2	19.7
„ II	19.2	20.7	28.4	30.6	0.8	9.9
„ III	19.0	20.8	23.5	23.6	1.0	2.8
„ IV	19.1	20.3	20.9	21.0	0.9	0.7
„ V	19.0	20.1	20.1	20.1	1.0	0.0
„ VI nahezu ausgewachsen	19.8	20.0	20.0	20.0	0.2	0.0

Die Zahlen der Tabelle sind Mm.

Am zweiten Tage nach dem Auswaschen war die anfangs noch ganz geschlossene Blüthenknospe vollständig aufgeblüht, der Stiel hatte sich aufgerichtet und war nahezu ausgewachsen.

Gesammtverkürzung in der Salzlösung: 4.1 Mm.

Gesammtzuwachs nach dem Auswaschen: 33.1 Mm.

Aehnliche Versuche wurden noch mit anderen Arten und Organen gemacht, z. B. mit Blüthenstielen von *Cephalaria leucantha*, *Plantago amplexicaulis*, und *Froelichia floridana*, und mit Blattstielen von *Tropaeolum majus*. Als Salzlösungen wurden sowohl eine 10-

procentige Kalisalpeterlösung als eine gleich starke Kochsalzlösung benutzt. Es würde zu weit führen, hier auch diese Versuche ausführlich zu beschreiben; sie zeigten, dass, nachdem in 1—2¾ Stunde die Zellen in der Salzlösung völlig plasmolytisch geworden waren, die Organe beim Auswaschen nicht nur ihre frühere Länge wieder annahmen, sondern nachher sich durch Wachsthum noch weiter verlängerten.

Die Resultate aus diesen Versuchen lassen sich von zwei verschiedenen Gesichtspunkten betrachten. Erstens mit Beziehung zu den von uns zu lösenden Fragen, dann aber in ihrer Bedeutung für die molecularen Eigenschaften des lebenden Protoplasma. Fassen wir zuerst die erstgenannte Seite näher ins Auge.

Unsere Versuche beweisen in schlagender Weise die Unschädlichkeit der Plasmolyse für das Leben der Zellen; ich glaube, dass kein besserer Beweis für diesen Satz möglich ist als die vollständige Wiederherstellung des Turgors und das nachherige Wachsen der plasmolytisch gewesenen Theile. Dabei beweisen sie, dass ein etwa 2—3 stündiger Aufenthalt in der Lösung unschädlich ist, und diese Dauer des Aufenthaltes reicht gewöhnlich hin, um die Sprosse ein constante Länge erreichen zu lassen (vgl. § 16). Dieser Umstand ist deshalb wichtig, weil nun Versuche, deren Zweck einfach die Messung der Turgorausdehnung eines Sprosses ist, nöthigenfalls innerhalb dieser Frist ablaufen können. Dadurch hat man von vornherein die Sicherheit, dass die Versuchsobjecte nicht etwa durch Absterben Veränderungen erleiden, welche vielleicht einen Einfluss auf die Messungsresultate ausüben könnten. Aber noch in einer andern Richtung ist der erwähnte Umstand wichtig. Denn es wird dadurch die Aussicht eröffnet, einen und denselben Spross zu wiederholten Malen dieser Operation unterwerfen und dadurch zu verschiedenen Zeiten seine Turgorausdehnung messen zu können. Da ich auf diesen Punkt erst nach dem Abschlusse meiner Experimente gekommen bin, kann ich darüber leider keine Versuche mittheilen, doch zweifle ich nicht, dass eine weitere Ausarbeitung dieses Gedankens die Brauchbarkeit meiner Methode wesentlich erhöhen würde.

Damit wäre der erste Punkt erledigt. Gehen wir nunmehr zum zweiten über. Ich muss hier gleich bemerken, dass über die Art und Weise, wie man sich die Verbindung zwischen dem Protoplasma und der Zellwand zu denken hat, noch keineswegs eine klare Vorstellung herrscht. Der Umstand, dass das Wachsthum der Zellhaut zum Theil durch die Thätigkeit des Plasma bedingt wird, und

die damit verbundene Vorstellung, dass das Plasma an die Zellhaut das Material für ihr Wachsthum abgibt, haben eine sehr innige Verbindung zwischen Zellhaut und Plasma annehmen lassen. Vielfach verbreitet ist dadurch die Meinung, dass diese Verbindung eine organische sei, mit andern Worten eine derartige, dass sie nach dem Ablösen des Plasma von der Zellwand nicht durch einfaches Anlegen wieder in normaler Weise hergestellt werden könnte. Man läugnet zwar nicht, dass beim Auswaschen des wasserentziehenden Mittels das Plasma sich wieder an die Haut anlegen kann, behauptet aber, dass diese nachherige Anlegung nur eine scheinbar normale ist, und nicht auch in Wirklichkeit mit dem früheren Zustande übereinstimmt. Zumal nimmt man gewöhnlich an, dass das Wachsthum in einer plasmolytischen Zelle für immer aufgehört hat.

Diese Auffassung wird nun durch unsere Versuche vollkommen widerlegt. Nach der Plasmolyse genügt der Druck des Zellsaftes vollständig, um den plasmatischen Wandbeleg wieder so dicht an die Zellhaut anzudrücken, dass Wachsthum, Athmung, und damit wohl alle Lebensfunctionen in völlig normaler Weise vor sich gehen. Dies berechtigt uns zu der Meinung, dass auch vor der Plasmolyse, also überall in lebenden turgescenten Zellen, die Turgorkraft es ist, welche die Hautschicht des Plasma so stark an die Zellhaut drückt, dass dadurch der normale Zusammenhang von Plasma und Zellhaut zu Wege gebracht wird. Man kann diesen Zusammenhang als einen sehr innigen betrachten, braucht aber zu seiner Erklärung keine anderen als die angedeuteten mechanischen Ursachen anzunehmen.

§ 14.

Allmähliges Absterben bei langem Aufenthalt in der Salzlösung.

In den vorhergehenden Parapraphen haben wir gesehen, dass in verdünnten Salzlösungen die Sprosse während mehrerer Stunden wachsthumsfähig bleiben, ja unter Umständen darin auch weiter wachsen. In concentrirteren Salzlösungen findet kein Wachsthum statt, doch sahen wir, dass auch hier, wenigstens während ungefähr 1—3 Stunden die Fähigkeit, nach dem Auswachen des Salzes weiter zu wachsen, nicht verloren geht.

Andererseits ist es einleuchtend, dass oberirdische Organe auf die Dauer nicht am Leben bleiben können, wenn sie in einer Salzlösung untergetaucht sind. Nur Wurzeln können darin weiter leben,

und auch diese nur unter der Bedingung, dass die Concentration eine geringe sei. Das Absterben von Sprossen in verdünnten Salzlösungen wird sich voraussichtlich nicht wesentlich anders verhalten als das Absterben von in Wasser untergetauchten Pflanzentheilen; auch habe ich keine Veranlassung gefunden, es in den Bereich meiner Untersuchungen aufzunehmen. Dagegen erfordert das Absterben plasmolytischer Pflanzentheile in den Salzlösungen in mehrfacher Hinsicht unsere Aufmerksamkeit.

Die sichtbaren Veränderungen, welche hierbei zu bemerken sind. betreffen ausschliesslich die Plasmakörper; die Zellhaut ändert sich dabei fast nicht in wahrnehmbarer Weise. Die Veränderungen der Plasmakörper sind erstens der Verlust der Fähigkeit, beim Auswaschen wieder den früheren Umfang anzunehmen, und zweitens das Absterben selbst.

Die Eigenschaft, das Auswaschen ohne Schaden ertragen zu können, geht bei den meisten, bis jetzt von mir untersuchten Pflanzentheilen, innerhalb der vierten bis siebenten Stunde nach dem Anfange des Versuchs allmählig, aber fast vollständig verloren. Mikroskopisch sichtbare Aenderungen erleiden die Plasmakörper während dieser Zeit in der Salzlösung nicht. Wir werden die beste Einsicht in die hier obwaltenden Verhältnisse bekommen, wenn wir die Erscheinungen, welche beim Auswaschen in diesem Stadium vor sich gehen, ausführlich untersuchen. Es sei dabei die Bemerkung vorausgeschickt, dass es sich völlig gleich bleibt, ob man die Salzlösung plötzlich oder allmählig auswäscht. Eine lange Reihe von Versuchen, um durch allmähliges Auswaschen die jugendlichen Sprosstheile am Leben zu erhalten, ist vollständig ohne Resultat geblieben.

Die Veränderungen beim Auswaschen nach 3—6 stündigem Aufenthalt in der Salzlösung wollen wir erst auf mikroskopischem, und dann auf makroskopischem Wege studiren. Wir wollen zuerst untersuchen, was dabei mit den Protoplasmakörpern geschieht, um dann zu sehen, welchen Einfluss dieses auf die Verlängerung der Sprosse beim Auswaschen hat.

Mit jungen Blüthenstielen von *Cephalaria leucantha* und *Froelichia floridana*, sowie mit wachsenden Ausläufern von *Fragaria grandiflora* u. a. stellte ich folgenden Versuch an. Ich halbirte sie der Länge nach und brachte sie dann in eine 7 procentige Salpeterlösung, welche ich mit neutralem Karminammoniak roth gefärbt hatte. Nach 5 Stunden waren alle völlig plasmolytisch; mikroskopische Präparate zeigten, in der rothen Salpeterlösung untersucht, die

Plasmakörper als glashelle, farblose Kugeln in der rothen Flüssigkeit, welche in die Zelle eingedrungen war. Das Protoplasma war also noch lebendig. Nun wurde unter dem Mikroskop zu dem Präparate Wasser zugesetzt. Die Plasmakörper fingen alle an sich auszudehnen, einige langsam, andere rascher. Einige fuhren hiermit fort, bis sie die ganze Höhlung der Zelle ausfüllten und sich überall an die Zellwand angelegt hatten; diese blieben lebendig. Andere aber sah ich bei der Ausdehnung platzen, bevor sie die Zellwand überall erreicht hatten. Sie ergossen den umschlossenen Zellsaft dabei in die umgebende Flüssigkeit, zogen sich wie elastisch zusammen und verloren gleichzeitig ihre glatte Oberfläche und ihr starkes Lichtbrechungsvermögen. Sie lagen als faltige, runzlige und körnige Häutchen da, absorbirten das Karmin aus ihrer Umgebung; mit einem Worte, sie hatten alle Eigenschaften eines getödteten Plasmakörpers.

Es bleiben also beim Auswaschen einige Zellen lebendig, während andere dabei sterben. Vielleicht wird mancher Leser die directe Beobachtung nicht als hinreichenden Beweis für das Lebendigbleiben betrachten. Deshalb will ich noch einen andern Beweis anführen, der, wie ich glaube, nicht anzuzweifeln ist. Er besteht darin, dass die mikroskopischen Präparate, nachdem alles Salz durch Wasser vollständig ausgewaschen war, wieder in eine Salpeterlösung von 5—10% gebracht werden. In den Zellen, welche noch lebendig sind, wird sich dann das Plasma wieder zu den bekannten glashellen und glattcontourirten Kugeln zusammenziehen, was in den todten Zellen selbstverständlich nicht geschieht. Ich habe diese wiederholte Contraction in verschieden Versuchen, und unter sehr verschiedenen Umständen mehrfach, und oft in zahlreichen Zellen eines Gewebes beobachtet.

Das Verhältniss zwischen der Zahl der beim Auswaschen lebendig bleibenden und der sterbenden Zellen hängt, von verschiedenen Umständen ab, unter denen die Dauer des Aufenthaltes in der Salzlösung und die Concentration dieser Lösung die wichtigste Rolle spielen. Je länger die Organe in der Lösung lagen und je concentrirter diese war, um so ungünstiger wird das Verhältniss für die am Leben bleibenden Zellen ausfallen. Für das Leben des ganzen Organes hat es aber wenig Nutzen, ob viele oder wenige Zellen das Auswaschen überleben, denn der Tod einiger Zellen zieht gewöhnlich allmählig den Tod der übrigen nach sich.

Der Einfluss, den das Absterben einiger Zellen auf die Verlängerung des ganzen Organes beim Auswaschen haben muss, lässt sich

leicht vorhersagen. Denn diese Verlängerung beruht auf der Volumzunahme der einzelnen Zellen, und offenbar betheiligen sich daran nur die lebendig gebliebenen. Daraus geht hervor, dass die Verlängerung um so unvollständiger sein wird, je mehr Zellen beim Auswaschen gestorben sind. Die Messung dieser Verlängerung unter den verschiedensten Umständen führt dem entsprechend zu denselben Resultaten, wie die mikroskopische Beobachtung des Protoplasma. Sie gibt uns ein bequemeres und in mancher Hinsicht sichereres Mittel, das wir jetzt anwenden wollen, um noch einige nicht uninteressante Punkte festzustellen.

Zuerst über die Versuchsdauer, bei welcher noch messbare Verlängerung beim Auswaschen stattfindet. Im Allgemeinen fand ich nach 4—5 Stunden noch eine messbare Verlängerung, welche aber gewöhnlich nicht halb so gross war als die vorherige Verkürzung in der Salzlösung. So z. B. verkürzte sich ein Blüthenstiel von *Froelichia floridana* in einer 5 procentigen Salpeterlösung um 6.9 Mm., dehnte sich aber, als er nach 4 Stunden in Wasser gebracht wurde, nur um 3.1 Mm. aus. Ein Blüthenstiel von *Cephalaria leucantha* verkürzte sich in derselben Lösung um 7.8 Mm., und dehnte sich, als nach 5 Stunden die Lösung ausgesüsst wurde, nur um 5.7 Mm. aus. Nach einem 6½ stündigen Aufenthalt in einer 10 procentigen Salpeterlösung war das Vermögen der Ausdehnung gewöhnlich so gut wie vollständig erloschen. So z. B. bei jungen Blüthenstielen von *Papaver alpinum*, *Froelichia floridana*, *Coreopsis auriculata* und *Cucurbita Pepo*, Blattstielen von *Tropaeolum majus*.

Auch der Einfluss der Concentration der Lösung zeigt sich in der Verlängerung beim Auswaschen deutlich. So z. B. bei Blüthenstielen von *Cephalaria leucantha*, welche 5 Stunden in Salpeterlösung folgender Concentrationen gelegen hatten. Die Verkürzungen in der Lösung und die nachherigen Verlängerungen waren:

in einer Salpeterlösung von:	Verkürzung in der Salzlösung	Verlängerung beim Auswaschen der Lösung (in 4 Stunden)
5 %	6.4 Mm.	5.4 Mm.
7.5 %	8.8 „	2.4 „
10 %	8.7 „	1.8 „
15 %	8.7 „	0.4 „
20 %	8.8 „	0.4 „

Die Zahlen sind Mittel aus je 2—3 Sprosshälften.

Ebenso bei Ausläufern von *Fragaria grandiflora*, welche 4 Stunden in 5% resp. 20% Salpeterlösung verweilt hatten. Verkürzung

6.7 resp. 7.8 Mm.; Verlängerung beim Auswaschen 5.5 resp. 1.5 Mm. Andere Arten gaben ähnliche Resultate.

So viel über das Absterben plasmolytischer Sprosse beim Auswaschen der Lösung. Es erübrigt uns nun noch kurz anzugeben, was in den Sprossen geschieht, wenn man die Salzlösung nicht auswäscht. Wir haben schon im Anfang dieses Paragraphen hervorgehoben, dass die Sprosse, unter solchen Umständen, wegen der mangelhaften Athmung nach längerer oder kürzerer Zeit sterben. Dieses Sterben wird man mikroskopisch an den Plasmakörpen beobachten können; die Zellhäute zeigen dabei keine deutlich kennbaren Veränderungen. Ich habe also nur die Frage zu behandeln nach der Zeit, während welcher die abgelösten Plasmakörper in den Salzlösungen überhaupt am Leben bleiben können. Dabei muss ich hervorheben, dass die einzelnen Zellen desselben Gewebes sich sehr verschieden verhalten. Meist sieht man nach 5—6 stündigem Aufenthalte in der Salzlösung wohl bereits einige todte Plasmakörper in sonst noch lebendigem Gewebe; dann nimmt die Zahl der lebendigen allmählig ab, und je nach der Art und dem untersuchten Organ findet man nach 24—48 Stunden noch eine grössere oder kleinere Anzahl lebendiger Plasmakörper im Gewebe. Einige Arten sind sehr empfindlich; so fand ich z. B. in jungen Blüthenstielen von *Dahlia variabilis* nach 5 stündigem Aufenthalt in einer 7 procentigen Salpeterlösung fast alle Plasmakörper bereits gestorben. Nach zweitägigem Aufenthalt in derselben Lösung wurde in jungen Blüthenstielen von *Cephalaria leucantha* und *Plantago amplexicaulis* keine lebende Zelle mehr gesehen. Dagegen waren in Blüthenstielen von *Psoralea orbicularis* die Plasmakörper der jüngsten Zellen zwar alle todt, die der etwas älteren, aber noch nicht ausgewachsenen Zellen aber mehrfach lebendig. Günstiger verhielten sich junge Blattstiele von *Cucurbita Pepo* und Ausläuferspitzen von *Fragaria grandiflora.* Nach zweitägigem Aufenthalt in einer 10 procentigen Salpeterlösung war sowohl in den jüngsten als in den älteren noch wachsenden Theilen das Protoplasma in sehr vielen Zellen lebendig. Ich hatte diese Lösung mit neutralem Karminammoniak gefärbt, und der Farbstoff war mit dem Salz durch die Zellhäute gedrungen. Ich sah also die abgelösten Plasmakörper als farblose, scharfcontourirte Kreise inmitten der blassrothen Flüssigkeit liegen. Beim Auswaschen der Präparate platzten diese Kugeln und starben dabei in der oben beschriebenen Weise.

V. Die Ursachen der Verkürzung wachsender Pflanzentheile in den Salzlösungen.

§ 15.

Ist die Verkürzung in den Salzlösungen allein eine Folge der Aufhebung des Turgors?

Unsere bisherigen Ausführungen haben gezeigt, dass man durch hoch-concentrirte Salzlösungen den Turgor wachsender Pflanzentheile auf kurze Zeit vollständig aufheben kann, ohne dass die Versuchsobjecte bei dieser Operation dauernden Schaden zu nehmen brauchen. Wir haben jetzt noch die Frage zu beantworten, ob wir die so behandelten Organe einfach als turgorlos betrachten dürfen, oder ob ihre Verkürzung in den Salzlösungen vielleicht noch auf anderen Ursachen beruht. Denn nur wenn keine anderen Ursachen die Eigenschaften, welche die Pflanzentheile in der Salzlösung zeigen, wesentlich mitbestimmen, dürfen wir die an so vorbereiteten Objecten gemachten Erfahrungen auf den lebendigen Zustand übertragen.

Die Frage, ob noch andere Ursachen ausser dem Verlust des Turgors die Verkürzung eines Pflanzentheiles in einer Salzlösung bedingen, ist für die Discussion unserer Methode eine sehr wichtige. Denn von ihrer Entscheidung hängt es ab, ob man aus der beobachteten Verkürzung auf die vorherige Turgorausdehnung schliessen darf. Es leuchtet ein, dass es sich dabei nur um solche Einflüsse handeln kann, deren Folgen bei den nach unserer Methode ausgeführten Messungen ins Gewicht fallen würden. Ob man bei feineren Untersuchungsmethoden die Mitwirkung fremder Factoren entdecken könnte, kann für uns einstweilen gleichgültig sein. Wir haben nur die Frage zu beantworten, ob die gemessenen Verkürzungen allein der Aufhebung des Turgors, oder vielleicht auch noch anderen Ursachen zuzuschreiben sind.

Indem wir in den folgenden Paragraphen diese Aufgabe experimentell zu lösen suchen werden, wollen wir jetzt die Factoren, deren Mitwirkung man vermuthen könnte, einer kritischen Erörterung unterwerfen, um dadurch eine genauere Fragestellung zu ermöglichen. Die gedachten Factoren sind erstens die osmotische Wechselwirkung der Flüssigkeiten ausserhalb und innerhalb der Zelle, und zweitens die Imbibition der Zellhäute.

Wir wenden uns zuerst zu den osmotischen Vorgängen. Diese werden wir uns am besten klar machen können, wenn wir den Zustand am Anfange und am Ende des Processes vergleichen. Im Antang ist die Salzlösung viel concentrirter als der Zellsaft in den Zellen des Sprosses; am Ende befindet sich in dem von der Zellwand jeder einzelnen Zelle umschlossenen Raum neben dem Plasmakörper und dem in diesem liegenden, jetzt concentrirteren Zellsaft noch die eingedrungene Lösung. Die Concentration dieser letzteren wird dieselbe geworden sein, wie die der ausserhalb des Sprosses befindlichen Flüssigkeit, sonst würde ja der osmotische Process zwischen diesen beiden noch fortdauern. Hieraus folgt nun leicht, wie der ganze Vorgang verlaufen muss. Solange der Turgor abnimmt, geht nur Wasser aus den Zellen in die umspülende Lösung über; sobald die Plasmolyse eintritt, dringt Salz durch die Zellhäute in das Zellenlumen. Nun darf man nach osmotischen Gesetzen im Allgemeinen annehmen, dass für jedes Quantum eindringenden Salzes ein grösseres Quantum Wasser austreten wird. Dadurch wird das Volumen des ganzen Zellinhaltes kleiner werden und die Membran muss sich in Folge des äusseren Druckes etwas einstülpen. Je nach der Steifheit oder Schlaffheit der Membranen wird diese Einstülpung eine unmerkbar geringe bleiben, oder zu mehr oder weniger ansehlichen Formänderungen der Zellen Veranlassung geben. Im ersteren Fall werden die osmotischen Wirkungen offenbar die Grösse des Organes nicht messbar beeinflussen können; dieser Fall bedarf also keiner ausführlichen Besprechung. Zum Glück ist er weitaus der gewöhnlichste, ja man kann das Vorkommen messbarer Einstülpungen als Ausnahmen von der Regel betrachten.

In den selteneren Fällen, in denen die Zellwände nicht starr genug sind, um die ins Spiel tretenden Druckdifferenzen ohne merkbare Einstülpung auszuhalten, werden die Vorgänge andere sein. Das Volumen der Zellen, und damit dasjenige des ganzen Organes wird durch die osmotischen Wirkungen kleiner werden müssen [1]. Es fragt sich also, ob diese Volumenänderung eine messbare sein wird, und ob sie auf unsere Längenmessungen einen merkbaren Einfluss ausüben wird. Hier haben wir zunächst die Frage in zwei andere zu zerlegen, und sie so zu fassen: Können durch die osmotischen Vorgänge die Dimensionsänderungen in der Längsrichtung und die in der Querrichtung beeinflusst werden? Dass der Einfluss einer Einstülpung der Membranen in den beiden Richtungen vor-

1) Vergl. hierüber Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, S. 377.

aussichtlich verschieden ausfallen wird, lehrt uns jeder Blick auf einen Längsschnitt durch das Gewebe eines rasch in die Länge wachsenden Organes. Die Anordnung der cylindrischen Zellen in Längsreihen und die relative Stellung der Querwände in diesen verschiedenen Reihen zeigt auf den ersten Blick, dass Einstülpung der Wände eine bedeutende Verkleinerung in querer Richtung verursachen muss, bevor eine Aenderung in der Längsrichtung bemerkbar zu werden braucht. Es ist also wichtig zu wissen, ob Verkürzungen des Querdurchmessers der Sprosse unter der Einwirkung von Salzlösungen vorkommen, mit andern Worten, ob es Sprosse gibt, welche in den Salzlösungen in querer Richtung merkbar zusammenschrumpfen.

Solche Verkürzungen des Querdurchmessers habe ich nun, wenn auch nicht häufig, doch von Zeit zu Zeit, in bestimmten Fällen beobachtet. Wir müssen also für solche Fälle die theoretische Möglichkeit eines geringen Einflusses der osmotischen Vorgänge auch auf die Längenänderung des Objectes annehmen. Ob dieser Einfluss ein messbarer sein wird, lässt sich nur experimentell entscheiden; wir werden diesen Punkt in den folgenden Paragraphen dieses Abschnittes untersuchen. Hier wollen wir über die Aenderungen, welche die Dicke der Versuchsobjecte unter Umständen durch wasserentziehende Mittel erleidet, einige Angaben einschalten.

Die erwähnte Erscheinung beobachtet man am schönsten an Längshälften sehr weicher saftreicher Sprosse, z. B. den jungen Blüthenstielen von *Menyanthes trifoliata* und den noch wachsenden Gipfeln der Blüthenschäfte von *Butomus umbellatus*. Bringt man diese in eine 7—10 procentige Salpeterlösung, so rollen sie allmählig ein, indem die beiden Schnittränder der Epidermis sich nähern und das Mark concav wird. Oft wird dadurch eine Sprosshälfte zu einem geraden, fast ganz beschlossenen Cylinder, dessen Aussenseite die Epidermis einnimmt. Die meisten Pflanzentheile sind aber im jungen Zustande starr genug, um diese Erscheinung in Salpeter- oder Kochsalzlösung nicht oder nur in sehr geringem Maasse eintreten zu lassen. Dagegen rufen andere Salze, wie z. B. schwefelsaure Magnesia, zumal aber concentrirte Zuckerlösungen das Einrollen von Sprosshälften häufig hervor. So rollten sich die Längshälften junger Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha* in 10—20 procentigen Lösungen von Kochsalz oder Salpeter nicht ein, während sie in einer 20 procentigen Lösung von schwefelsaurer Magnesia und in einer 50 procentigen Lösung von Rohrzucker fast cylindrisch wurden. Ebenso üben die beiden erstgenannten Salze

meist keinen merkbaren Einfluss auf die Dicke der Organe aus, wenn diese ganz in ihre Lösungen hineingebracht werden, während man auch dann in den Lösungen der beiden zuletzt genannten Körper häufig ein Einschrumpfen der Pflanzentheile beobachtet. So z. B. an Blüthenstielen von *Cephalaria leucantha* und an Blattstielen von *Tropaeolum majus*. Dieser Umstand stellt wieder einen Grund dar, weshalb ich Zuckerlösungen und auch ähnliche Salze, wie die schwefelsaure Magnesia, von der Reihe der bei meiner Methode brauchbaren wasserentziehenden Mittel ausschliesse.

Soviel über die Rolle der Osmose. Die experimentelle Entscheidung, ob sie an den Längenänderungen, welche Pflanzentheile in Salzlösungen erleiden, einen messbaren Antheil nimmt, werden wir erst in den folgenden Paragraphen zu bringen haben.

Die zweite mögliche Fehlerquelle, die Imbibition der Zellhäute, verdient eine besondere Beachtung mit Rücksicht auf die vorliegende Literatur. Denn diese könnte leicht zu der Meinung Veranlassung geben, dass die Zellhäute wachsender Pflanzentheile in Salzlösungen beträchtlich wasserärmer und entsprechend kleiner sein müssten, als wenn sie im spannungslosen Zustand in Wasser liegen. Diese Folgerung würde aber nach meiner Ansicht voreilig sein. Denn erstens sind die meisten Quellungserscheinungen pflanzlicher Zellhäute an besonders quellungsfähigen Membranen gemacht, und dürfen ihre Ergebnisse deshalb nicht auf die jugendlichen Zellhäute von gewöhnlichen Gewebezellen übertragen werden. Zweitens wurden bei den einschlägigen Versuchen gewöhnlich Zuckerlösungen angewendet, deren Einwirkung aber eine ganz andere ist, als die von Salzen, wie Salpeter und Kochsalz. Denn während Zuckerlösungen den Zellhäuten viel Wasser entziehen, bevor sie selbst in grösserer Menge in die Haut eindringen, ist dies mit den Lösungen der erwähnten Salze nicht der Fall. Wie Zuckerlösung verhalten sich aber Glycerin und andere, gewöhnlich zu demselben Zwecke angewandte Mittel.

Diese beiden Einwände scheinen mir die wichtigsten gegen eine Anwendung der bisher erlangten Resultate über die Einwirkung wasserentziehender Mittel auf Zellhäute in dem uns vorliegenden Falle. Eine ins Einzelne gehende Betrachtung des thatsächlich Bekannten würde noch weitere Argumente gegen eine solche Anwendung liefern. Doch ist es hier nicht der Ort für eine detaillirte und erschöpfende Darstellung der Quellungserscheinungen, und so beschränke ich mich darauf, den Leser auf die Zusammenstellung des

betreffenden Materiales in Hofmeister's Pflanzenzelle (S. 213 ff.) zu verweisen.

Somit kann der Einfluss der Imbibition der Zellhäute mit Salzlösungen auf ihre Länge nur durch neue directe Experimente studirt werden.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass die Frage, ob die osmotischen und die Imbibitions-Eigenschaften der Zellhäute einen messbaren Einfluss auf die Verkürzung von wachsenden Pflanzentheilen in Salzlösungen haben, auf theoretischem Wege nicht zu entscheiden ist. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese beiden Ursachen einen solchen Einfluss überhaupt haben. Ob dieser Einfluss aber messbare Folgen hat, das kann nur auf empirischem Wege festgestellt werden. Diese Entscheidung bildet die Aufgabe für die folgenden Paragraphen; jetzt erübrigt uns nur noch, die verschiedenen Methoden anzugeben, welche uns für die Lösung dieser Aufgabe zur Verfügung stehen.

In Bezug auf den Einfluss der Imbibition wäre ohne Zweifel der directeste Weg die Herstellung von Schnitten einer solchen Feinheit, dass alle Zellen geöffnet wären, und die Messung dieser Präparate im frischen Zustande und in Salzlösungen. Da aber so feine Präparate aus jugendlichen Gewebepartien äusserst schwer und nur in geringer Grösse anzufertigen sind, so darf man kaum hoffen, auf diesem Wege zuverlässige und für unsere Zwecke verwerthbare Resultate zu erreichen. Dies ist zumal deshalb der Fall, weil es sich nicht darum handelt, leicht sichtbare Unterschiede zu messen, sondern über die An- oder Abwesenheit sehr geringer Differenzen zu entscheiden. Aus diesen Gründen habe ich anderen, weniger directen Methoden den Vorzug gegeben.

Am nächsten kommt dieser Methode die folgende, welche den Vortheil hat, sowohl den Einfluss der Imbibition als der Osmose kennen zu lehren. Wenn man Sprosse so lange in einer hochconcentrirten Salzlösung liegen lässt, dass beim Auswaschen dieser Lösung sämmtliche Plasmakörper getödtet werden, so wird die Vergleichung der Länge des Sprosses vor und nach dem Auswaschen unsere Frage direct entscheiden. Denn in beiden Fällen beruht die Länge des Ganzen einfach auf der Länge der Zellen; diese ist nicht mehr vom Turgor beeinflusst und hängt nur von der Imbibition der Häute und etwaiger Einstülpung ab. Der Anwendung dieser Methode steht aber die Schwierigkeit im Wege, das nöthige Material zu erhalten. Denn wir wissen, dass auch bei zweitägigem Aufenthalt in den Lösungen häufig noch viele Plasmakörper leben-

dig bleiben, und können nicht wissen, ob nicht einige von ihnen das Auswaschen noch überleben können. Ja eigentlich kann nur das Ausbleiben der Verlängerung beim Auswaschen uns lehren, dass alle Zellen getödtet sind, und somit kann eine geringe Verlängerung in Folge der Veränderung des Imbibitionszustandes der Zellhäute auf diesem Wege nie zur sicheren Beobachtung gelangen. Nur wenn beim Auswaschen keine Verlängerung eintritt, dürfte man einen sicheren Schluss ziehen. Solche Fälle habe ich nun vielfach beobachtet, und glaube ich diese auch als ein Argument für die Abwesenheit eines messbaren Einflusses von Imbibition und osmotischen Erscheinungen der Zellhäute auf die Länge plasmolytischer Organe betrachten zu dürfen. So z. B. beim Auswaschen einer zehnprocentigen Salpeterlösung aus jungen Blüthenstielen der folgenden Pflanzen nach 6—7 stündigem Aufenthalt darin: *Papaver alpinum*, *Froelichia floridana*, *Coreopsis auriculata*, *Cucurbita Pepo*. Doch sind dies nur gelegentliche Beobachtungen.

Ausführlicher habe ich die Frage durch die Lösung folgender Aufgaben zu entscheiden gesucht:

1) Die Vergleichung der Länge lebender Organe bei Concentrationen von 7% und höher.
2) Die Vergleichung der Länge lebender Sprosse in hochconcentrirten Lösungen von verschiedenen Substanzen.
3) Das Studium der Veränderung, welche Sprosse bei der Einwirkung von Salzlösungen erleiden, falls sie vorher durch Tödtung ihres Protoplasma (bei 60° C.) vollständig des Turgors beraubt waren.

Es leuchtet ein, dass etwaige bei diesen Untersuchungen zu beobachtende Längenänderungen nicht auf entsprechenden Veränderungen des Turgors beruhen können, denn dieser ist überall von vornherein ausgeschlossen. Wenn aber die beiden in diesem Paragraphen behandelten Ursachen die Länge plasmolytischer Sprosse bedingen, so muss ihre Wirkung bei den angedeuteten Versuchen zu Tage treten. Die Experimente werde ich in § 17 und 18 beschreiben; vorher muss ich aber noch Einiges mittheilen über die Frage, inwiefern die Länge von plasmolytischen Organen als constant betrachtet werden darf (§ 16). Denn die Vergleichung der Länge unter verschiedenen Bedingungen setzt voraus, dass sie unter constanten Bedingungen dieselbe sei.

§ 16.

Die Sprosse erreichen in den Salzlösungen nach einiger Zeit eine constante Länge.

Es leuchtet ein, dass, sobald eine eindringende Salzlösung in allen Zellen eines Sprosses das Plasma von der Wand abgehoben und also den Turgor völlig vernichtet hat, die Länge dieses Sprosses constant geworden sein muss. Streng genommen gilt dieser Satz nur unter der Voraussetzung, dass nicht andere Ursachen die neue Länge beeinflussen. So wahrscheinlich er also auch ist, so wollen wir doch nicht unterlassen, auch für ihn den experimentellen Beweis zu liefern. Wir verbinden aber diese Beweisführung mit der weiteren Frage, eine wie lange Zeit für dieses Erreichen der constanten Länge erforderlich ist. Da auf mikroskopischem Wege sich nur nachweisen lässt, dass weitaus die meisten Zellen plasmolytisch sind, nicht aber, dass alle in diesen Zustand gerathen sind, so werden wir uns hier auf makrometrische Untersuchungen beschränken. In der Wahl der Concentration unserer Lösungen werden wir uns durch die Ergebnisse der mikroskopischen Forschung (§ 9) bestimmen lassen. Uebrigens werden wir den Einfluss verschiedener Concentrationen im nächsten Paragraphen noch einer kritischen Prüfung unterwerfen. Niedrige Concentrationen sind hier von vornherein ausgeschlossen, da bei ihnen statt einer constanten Länge häufig ein Wachsthum der Sprosse in der Lösung beobachtet wird (vergl. § 10).

Unsere Frage lautet also: Nach wie viel Zeit erreichen die Organe in hochconcentrirten Salzlösungen eine constante Länge? Auch ohne Experimente ist es klar, dass die Antwort auf diese Frage sehr verschieden ausfallen wird. Denn sie hängt offenbar davon ab, wie rasch die Salzlösung in die Versuchsobjecte eindringt. Und hierauf haben die verschiedensten Umstände einen Einfluss. Erstens die Lösung selbst. Denn je grösser die Diffusionsgeschwindigkeit des gewählten Salzes und je höher die angewandte Concentration ist, um so rascher wird die vollständige Aufhebung des Turgors auch in den letzten Zellen erreicht werden. Es ist dies ein wichtiger Grund, warum Salzlösungen der Zuckerlösung vorzuziehen sind, denn letztere dringt in verhältnissmässig äusserst langsamer Weise in die Versuchsobjecte ein, wie ich durch besondere Versuche festgestellt habe. Zweitens die Dicke der Sprosse. Diese muss einen

sehr bedeutenden Einfluss haben und verlangsamt das Eindringen der Salzlösung in Wirklichkeit in dem Maasse, dass es oft den Anschein hat, als ob gar nie eine constante Länge erreicht werden würde.

Alle diese Umstände legen es nahe, unserer Frage eine ganz andere Fassung zu geben, bei der wir eine bestimmtere Antwort erwarten können. Die Veranlassung dazu geben uns die Resultate unseres § 13. Wir haben dort gesehen, dass nach etwa 2—3 stündigem Aufenthalt in der Salzlösung die Sprosse noch so lebenskräftig waren, dass sie ein Auswaschen der Lösung ohne Schaden ertragen konnten. Bei längerem Aufenthalte verloren sie dieses Vermögen allmählich (§ 14). Nun wäre es sehr wichtig, dass die Messung der Organe im plasmolytischen Zustande noch innerhalb dieser Zeit stattfinden könnte, also während die Sprosse noch nachweisbar lebendig sind. Wir fassen unsere Frage also so: Wird die constante Länge bereits innerhalb 2—3 Stunden erreicht? Oder richtiger: Unter welchen Bedingungen ist dies der Fall?

Die Resultate der Versuche, welche ich zur Beantwortung dieser Frage angestellt habe, sind die folgenden. Die wichtigste der fraglichen Bedingungen ist die Dicke der Sprosse. In der Regel fand ich Sprosse von 2—3 Mm. Dicke bereits zu dick; diese mussten also der Länge nach halbirt werden, bevor sie ins Salz gebracht wurden. Diese Operation beschleunigt aber das Eindringen des Salzes so sehr, dass mit ihrer Hülfe auch dickere Organe in kurzer Zeit eine constante Länge erreichen. Sie ist so bequem, dass sie in allen Fällen ohne Schwierigkeit benutzt werden kann. Es wird deshalb überflüssig sein, die mit dickeren, nicht halbirten Sprossen gemachten Versuche anzuführen.

Eine erste Versuchsreihe wurde mit dünnen, nicht halbirten Sprossen angestellt. Auf die jüngste, wachsende Strecke wurden in üblicher Weise zwei Marken in einer gegenseitigen Entfernung von 100 oder 80 Mm. aufgetragen. In diesen Versuchen, wie in den meisten anderen, wurden die Sprosse, bevor sie in die Salzlösung kamen, nach Mohl's Vorschrift [1]) durch Eintauchen in Alkohol und Abspülen in Wasser von anhängender Luft befreit, um ein rasches und allseitig gleichmässiges Eindringen des Salzes zu bewirken. Die Entfernung der Marken wurde während des Aufenthalts in der Lösung von Zeit zu Zeit gemessen; die Resultate einiger einschlägiger Versuche enthält die folgende Tabelle.

---

1) Mohl, Bot. Ztg. 1846, S. 91, Note.

	Angewandte Lösung	Dicke der Sprosse in Mm.	Entfernung der Marken nach einem Aufenthalte von ¾ St.	2 St.	4 St.	7 St.	Verkürzung in den ersten 2 St.	flgdn. 5 St.
Fragaria grandiflora, Ausläuferspitzen	NaCl, 10 %	1.7	92.8	91.3	91.4	91.5	8.7	—0.2
Id.	KNO_3, 10 %	1.8	93.1	92.3	92.1	92.0	7.7	0.3
Eschscholtzia californica, Blüthenstiele	NaCl, 10 %	1.4	75.3 [1]	74.8	74.8	74.3	5.2	0.5
Froelichia floridana, Blüthenstiele	NaCl, 10 %	1.1	95.0	94.0	93.2	93.2	6.0	0.8
Id.	KNO_3, 10 %	1.4	78.1 [1]	76.3	76.0	75.7	3.7	0.6
Tropaeolum majus, Blattstiele	NaCl, 10 %	2.2	73.2 [1]	72.2	72.1	72.1	7.8	0.1
Id.	KNO_3, 10 %	2.0	67.5 [1]	75.3	75.2	75.1	4.7	0.2

Aus meinen Versuchen mit der Länge nach halbirten Sprossen theile ich die folgenden Resultate mit.

Blüthenstiele von	Salpeterlösung von	Entfernung der Marken nach einem Aufenthalte von ½ St.	2½ St.	8 St.	Verkürzung in den ersten 2½ St.	folgenden 5½ St.
Menyanthes trifoliata	10 %	92.1	91.0	91.0	9.0	0.0
Cephalaria leucantha	7.5 %	91.0	90.5	90.5	9.5	0.0
Id.	10 %	90.8	90.2	90.0	9.8	0.2
Plantago amplexicaulis	7.5 %	74.5 [2]	74.1	74.0	5.9	0.1
Butomus umbellatus	7.5 %	—	90.2	91.6	9.8	0.6

Aus beiden Tabellen geht hervor, dass je nach den Arten die Länge in 2—2½ Stunden nahezu constant wird oder später noch eine deutlich messbare Veränderung erleidet. Wir dürfen also hier keine allgemeine Regel aufstellen, sondern müssen uns in jedem einzelnen Falle durch Wiederholung der Messung nach 1—2 Stunden überzeugen, ob die Länge constant geworden war oder nicht. Bei einiger Uebung bringt man es aber leicht so weit, die Wahl der Versuchsobjecte durchschnittlich so zu treffen, dass sie innerhalb der gewünschten Zeit die constante Länge erreichen, und

---

1) Anfangslänge 80 Mm.

2) Anfangslänge 80 Mm.; erste Messung nicht nach ½, sondern nach 1½ St.

für jeden einzelnen Fall zu entscheiden, ob es erforderlich ist, die Sprosse zu halbiren oder nicht.

Nachdem nun dieser Punkt so weit erledigt ist, haben wir noch eine zweite Frage zu beantworten. Wir haben gesehen, dass bei richtiger Auswahl des Materials die Länge nach 2—2½ Stunden constant geworden ist. Wir haben diese Länge dazu mit der nach 7—8 Stunden gemessenen verglichen. Würden wir dasselbe Resultat erhalten haben, wenn wir die Versuchsdauer viel länger gemacht hätten, z. B. wenn wir erst nach einem oder zwei Tagen gemessen hätten? Mit anderen Worten, bleibt die Länge auch nach der 7.—8. Stunde constant? Die Frage ist deshalb wichtig, weil ja in dieser Periode die Plasmakörper allmählich absterben und man also nicht von vornherein sicher sein kann, ob dabei nicht auch die Zellhäute merkbare Aenderungen erleiden. Einige Versuche zur Beantwortung dieser Frage dürfen deshalb hier noch eingeschaltet werden. Ihre Einrichtung war genau dieselbe wie in den zuletzt beschriebenen Versuchen, daher wird die Tabelle ohne Weiteres verständlich sein. Ich theile nur die in zehnprocentiger Chlornatriumlösung erhaltenen Resultate mit:

	Ursprüngliche Entfernung der Marken in Mm.	Entfernung der Marken nach einem Aufenthalte von			Verkürzung in den	
		7 St.	10½ St.	22 St.	ersten 7 St.	flgdn. 15 St.
Eschscholtzia californica, Blüthenstiel	80	74.3	74.2	74.2	5.7	0.1
Froelichia floridana, Blüthenstiel	100	94.1	94.1	94.1	5.9	0.0
Tropaeolum majus, Blattstiel	60	54.2	54.2	54.2	5.8	0.0
Fragaria grandiflora, Ausläuferspitze	100	95.2	95.2	95.2	4.8	0.0

Man sieht, dass die einmal erreichte constante Länge auch fernerhin dieselbe bleibt. Ja sie ist noch dieselbe, nicht nur nachdem die Fähigkeit, das Auswaschen ohne Schaden zu ertragen, verloren gegangen, sondern auch nachdem die meisten oder sogar alle Plasmakörper bereits gestorben sind. Das Absterben des Organes ändert seine Länge im plasmolytischen Zustande also nicht. Zu diesen Resultaten führten nicht nur die hier beispielsweise mitgetheilten Versuche, sondern auch Wiederholungen derselben unter anderen Umständen, z. B. in anderen Lösungen, mit der Länge nach halbirten Sprossen, bei viel längerer Versuchsdauer, u. s. w.

Falls also beim Sterben des Protoplasma die Zellhaut eine moleculare Aenderung erleidet, so hat diese wenigstens auf ihre Länge keinen merkbaren Einfluss.

§ 17.

Einfluss der Concentration und der Natur der Lösung auf die constante Länge der Sprosse.

In § 15 haben wir auseinandergesetzt, dass es von vornherein als möglich zu betrachten ist, dass noch andere Ursachen, als der Verlust des Turgors, die Länge plasmolytischer Sprosse bestimmen könnten. Als solche mögliche Fehlerquellen lernten wir die Imbibition der Zellhäute mit dem Salze und die osmotischen Wirkungen der Zellmembran kennen. Es war die Frage, ob diese Ursachen messbare Folgen haben, Folgen, welche als Fehlerquellen bei unserer Messungsmethode in Betracht kommen. Einen Weg, um diese Frage zu beantworten, bot die Lösung der folgenden experimentellen Aufgabe: Ist die Länge eines plasmolytischen Sprosses von der Concentration und der Natur der angewandten Lösung unabhängig?

Wenn dem nicht so ist, so muss offenbar die Ursache der beobachteten Differenzen in anderen Gründen als im Verlust des Turgors gesucht werden. Wenn aber Zuckerlösungen mit ihrem hohen osmotischen Aequivalent und Lösungen von Salzen von geringem osmotischem Aequivalent dieselbe Verkürzung herbeiführen, so darf der Einfluss der osmotischen Wirkungen als unerheblich betrachtet werden. Dasselbe gilt von der Imbibition der Zellhäute, falls die Concentration der Lösung keinen Einfluss hat.

Ich will hier zunächst eine Versuchsreihe ausführlich beschreiben. Als Versuchsobjecte dienten dabei junge Blüthenstiele von *Cephalaria leucantha,* deren Blüthenknospen noch nicht die halbe normale Grösse erreicht hatten. Die Blüthenstiele dieser Dipsacee eignen sich besonders für unsere Versuche, nicht nur weil sie eine äusserst ansehnliche Länge erreichen, sondern zumal, weil sie während langer Zeit eine sehr lange wachsende Strecke besitzen. In dieser ist die Turgorausdehnung gewöhnlich eine sehr bedeutende; sie schwankt gewöhnlich über eine Strecke von mehr als 100 Mm., je nach dem Alter und der Wahl der Exemplare (ob Haupt- oder Seitenstiele) zwischen 5 und 10% der Länge. Für jeden einzelnen Versuch werden eine Anzahl möglichst gleicher Blüthenstiele aus-

gesucht; ihre Endknospe wird abgeschnitten, und nur ihre jüngste Spitze kommt in einer Länge von 120—140 Mm. zur Anwendung. Auf die soweit vorbereiteten Objecte werden nun zwei Marken in einer gegenseitigen Entfernung von meist 100 Mm. mit Tusche aufgetragen; die eine Marke steht in unmittelbarer Nähe des jüngsten Endes. Diese Operationen werden so vorgenommen, dass die Sprosse inzwischen nicht wesentlich verdunsten können, und jedenfalls der Einfluss der Verdunstung bei allen möglichst gleich ist. Jetzt werden die Objecte sehr vorsichtig der Länge nach halbirt, und zwar so, dass auch die Marken halbirt werden. Ich habe mich durch mehrfache Controlleversuche überzeugt, dass bei vorsichtigem Halbiren die beiden Hälften später bei der Plasmolyse dieselben Verkürzungszahlen geben; ist aber die eine Hälfte merklich dicker geworden als die andere, so können die Resultate verschieden sein, und sind solche Exemplare also von vornherein auszuschliessen. Aus den halbirten Sprossen werden nun in der Weise Gruppen von je 3—6 gemacht, dass jede Gruppe nur Hälften von verschiedenen Exemplaren enthält, und dass die Gegenstücke zu den Sprosshälften einer Gruppe immer möglichst über die anderen Gruppen vertheilt sind. Es hat dies den Zweck, die Gruppen unter sich möglichst vergleichbar zu machen, und den Einfluss der individuellen Unterschiede, den man nie ganz beseitigen kann, doch so klein wie möglich zu machen.

Sobald die Gruppen so ausgesucht waren, wurden sie in die Gefässe gebracht, welche die für die einzelnen Gruppen bestimmten Lösungen enthielten. Nach einiger Zeit wurden sie herausgenommen und am Millimeterstabe gemessen; die Zahlen unserer Tabellen sind also Mm. Bei den Messungen müssen die häufig auch noch in der Salzlösung etwas gekrümmten Sprosshälften gerade gestreckt werden doch ist jede Dehnung des Ganzen dabei sorgfältig zu vermeiden.

Der erste Versuch dieser Reihe sollte den Einfluss verschiedener Concentrationen auf die endliche constante Länge untersuchen. Er wurde mit sehr jungen, erst 11—15 Cm. langen Blüthenstielen im Juli, lange vor der Blüthezeit unserer Pflanze, angestellt. Jede Gruppe erhielt drei Sprosshälften, die mitzutheilenden Zahlen sind also Mittelzahlen aus je drei Exemplaren. Die Verkürzung der anfangs 100 Mm. langen Strecke betrug in einer Salpeterlösung:

	Nach 3 Stunden	Nach 5 Stunden
von 2.5 %	2.5 Mm.	2.2 Mm.
„ 5 %	6.4 „	6.4 „
„ 7.5 %	8.5 „	8.8 „
„ 10 %	8.5 „	8.7 „
„ 15 %	8.4 „	8.7 „

Bei 2.5% war das Plasma in keiner Zelle abgelöst; bei 5% in den meisten und bei 7.5% in allen. Dem entsprechend steigt die Verkürzung bis 7.5%. Von da an hat eine Erhöhung der Concentration keinen merklichen Einfluss auf die endliche Länge.

Eine Wiederholung dieses Versuches mit etwas älteren Blüthenstielen, in Gruppen von je 6 Sprosshälften, ergab folgende Zahlen. Die Verkürzung war in einer Salpeterlösung von:

	Nach 1½ Stunden	Nach 4½ Stunden
von 7.5 %	6.3 Mm.	6.6 Mm.
„ 10 %	6.2 „	6.6 „
„ 15 %	6.7 „	7.0 „
„ 20 %	6.1 „	6.3 „

Also auch hier nach Aufhebung des Turgors kein merklicher Einfluss der Erhöhung der Concentration.

In einem anderen Versuche sollte die Einwirkung verschiedener Lösungen verglichen werden. Ich wählte neben den gebräuchlichen Kochsalz- und Salpeterlösungen die schwefelsaure Magnesia, da in dieser die Stielhälften von *Cephalaria* sich in querer Richtung verkürzen und so zu geraden Cylindern zusammenrollen, und ein Einfluss der osmotischen Wirkungen hier also am ehesten zu erwarten war (Vergl. § 15, S. 433). Aus demselben Grunde dehnte ich meine Versuche auch auf Zuckerlösung aus. Vorversuche lehrten, dass, um völlig sicher zu sein, dass alle Zellen plasmolytisch werden, man am besten von der schwefelsauren Magnesia eine 20 procentige, vom Zucker eine 50 procentige Lösung anwendet.

Der Versuch ergab folgende Zahlen, welche Mittelwerthe aus je vier Stielhälften sind. Die Verkürzung war in einer Lösung von:

		Nach 5 Stunden	Nach 7 Stunden
Chlornatrium . . .	10 %	5.7	6.0
Kalisalpeter	10 %	6.1	6.3
Schwefels. Magnesia	20 %	5.4	5.5
Rohrzucker	50 %	5.6	5.9

Obgleich in allen Lösungen nach 5 Stunden eine hinreichend constante Länge erreicht war, liegen die Unterschiede doch ganz im Bereich der Versuchsfehler, welche durch die individuellen Ver-

schiedenheiten der einzelnen Blüthenstiele bedingt sind. Ein merkbarer Einfluss der Natur der Lösung zeigt sich also nicht.

Eine Wiederholung dieses Versuchs mit etwas jüngeren Blüthenstielen führte zu demselben Resultat.

Das Ergebniss dieser Versuchsreihe ist, dass weder die Natur der Lösung, noch ihre Concentration einen merklichen Einfluss auf die endliche Länge der Sprosse haben, vorausgesetzt, dass in allen Fällen der Turgor vollständig aufgehoben wird.

Diese Versuche wurden mit mehreren anderen Arten wiederholt, und ergaben stets dasselbe Resultat.

In den erwähnten Versuchsreihen stellen die individuellen Unterschiede der Versuchsobjecte für die Genauigkeit der Resultate eine Grenze dar. Ich habe deshalb noch nach einer anderen Methode Versuche gemacht, bei der diese Unterschiede vollständig ausgeschlossen sind. Ich lasse dabei die Sprosse in einer beispielsweise 10 procentigen Lösung eine völlig constante Länge annehmen und bringe sie dann aus dieser in eine höher concentrirte, z. B. 20 procentige. Nach einigen Stunden untersuche ich dann, ob sie hierin ihre Länge noch änderten. Ist die oben gezogene Folgerung richtig, so darf dies nicht der Fall sein. Dem ist nun auch wirklich so, wie beispielsweise die folgenden Zahlen lehren.

Es verkürzten sich in einer Chlornatriumlösung:

	Bei 10 % in $10^1/_2$ Stunden	Bei 10 % in weiteren $11^1/_2$ St.	Bei 20 % in weiteren 5 St.
Blüthenstiele von *Eschscholtzia californica*	5.8 Mm.	0.0 Mm.	0.0 Mm.
Blattstiele von *Tropaeolum majus* .	5.8 „	0.0 „	0.0 „
Ausläufer von *Fragaria grandiflora* .	4.8 „	0 0 „	0.1 „

Und in einer Salpeterlösung:

	Bei 10 % in $10^1/_2$ Stunden	Bei 10 % in weiteren $11^1/_2$ St.	Bei 20 % in weiteren 5 St.
Blattstiele von *Tropaeolum majus* .	5.8 Mm.	0.1 Mm.	0.0 Mm.
Ausläufer von *Fragaria grandiflora* .	8.2 „	0.0 „	0.1 „

Wir sehen hier, dass, sobald die individuellen Unterschiede ausgeschlossen sind, der Einfluss der Concentration der Lösung auf plasmolytische Sprosse ganz ausserhalb der Messbarkeit fällt.

Die im Eingange dieses Parapraphen gestellte Frage ist also folgendermassen zu beantworten: Die Länge eines plasmolytischen Sprosses ist von der Concentration und der Natur der angewandten Lösung unabhängig; andere Ursachen als die Aufhebung des Turgors haben darauf also keinen nachweisbaren Einfluss.

§ 18.

Einwirkung von Salzlösungen auf vorher durch Tödtung des Plasma turgorlos gemachte Sprosse.

Wir haben im zweiten Abschnitt (§ 5) eine Methode kennen gelernt, um die Grösse der Turgorausdehnung wachsender Sprosse durch Tödten bei 60° C. zu bestimmen. Wir wollen jetzt die nach jener Methode erhaltenen Resultate mit den Ergebnissen der Anwendung von Salzlösungen vergleichen.

Bei jener Methode war die völlige Aufhebung des Turgors ausser Frage, doch lag die Möglichkeit vor, dass auch die Zellwand durch die Operation direct verändert würde. Es war dies zwar sehr unwahrscheinlich, das Gegentheil liess sich aber nicht definitiv beweisen. Bei der Methode der Salzlösungen ist ebenfalls die Aufhebung des Turgors völlig sicher, doch musste das Fehlen weiterer Verkürzungen bewiesen werden. Obgleich wir im vorigen Paragraphen bereits eine Reihe von Beweisen dafür beigebracht haben, wollen wir es doch nicht unterlassen, auch die Vergleichung der beiden genannten Methoden dazu zu verwenden. Denn es leuchtet ein, dass es nicht unwichtig ist, zu wissen, ob die Resultate beider Methoden quantitativ dieselbe sind. Wäre die Verkürzung in den Salzlösungen grösser, so müsste man die Ursache dieser Differenz als wesentlich mitwirkenden Factor anerkennen. Sind aber die Längenänderungen in beiden Fällen dieselben, so spricht dies sehr dafür, dass sie beide nur durch den Verlust des Turgors bedingt sind.

Ich habe nach dieser Methode nur wenige Versuche angestellt, weil mir ihre Resultate für die Entscheidung obiger Frage theils nicht genau genug, theils nicht hinreichend vorwurfsfrei zu sein schienen. Ich habe mich nur überzeugt, dass die zu erwartende Gleichheit der Resultate im Allgemeinen besteht. Viel entscheidender schienen mir Versuche zur Beantwortung folgender Frage: Aendern Sprosse, welche bei 60° C. getödtet sind, und durch hinreichend langen Aufenthalt in Wasser völlig constante Länge ange-

nommen haben, diese Länge noch, wenn sie in hochconcentrirte Lösungen gebracht werden? Hier haben wir die beiden Gruppen von Erscheinungen am vollständigsten getrennt. Einerseits die Verkürzung durch den Verlust des Turgors, und erst nachdem diese beendigt is, die Einwirkung der Salzlösung auf die Zellenmembran, welche durch Imbibition oder Einstülpung der Membranen eine weitere Verkürzung hervorbringen könnte.

Es lässt sich also hier der Beweis, dass diese Einflüsse keine merklichen Folgen haben, ganz direct führen, nur dürfen leider, wie wir in § 5 gesehen haben, die Resultate nur mit grosser Wahrscheinlichkeit, nicht mit völliger Gewissheit auf die lebendigen Sprosse übertragen werden. In Verbindung mit den übrigen Ergebnissen dieses Abschnitts erheben sie den Beweis aber zur vollständigen Sicherheit.

Die Versuche wurden nach der schon mehrfach beschriebenen Methode angestellt. Junge Sprosse wurden ausgesucht, ihre wachsende Strecke wurde durch zwei Marken in einer gegenseitigen Entfernung von 80 oder 100 Mm. bezeichnet. Dann wurden sie in Wasser von 60° C. während fünf Minuten gehalten, daraus in Wasser von der Zimmertemperatur gebracht und hierin belassen, bis wiederholte Messungen völlig constante Längen anzeigten. Dann wurden sie in zehnprocentige Lösungen von Kochsalz oder Salpeter gebracht und nach fünf Stunden gemessen, um zu sehen, ob sie sich hierin noch verkürzt hatten. Ich erhielt u. a. folgende Resultate:

	Verkürzung im Wasser (in 22 St.)	Nachherige Verkürzung in d. Lösung. (in 5 St.)	Angewandte Lösung.
Cephalaria leucantha,			
Blüthenstiele	7.3 Mm.	0.0	NaCl 10 %
Id.	6.3 „	0.1	KNO_3 10 „
Eschscholtzia californica,			
Blüthenstiele	4.3 „	—0.3 [1])	NaCl 10 „
Id.	4.7 „	0.2	KNO_3 10 „
Tropaeolum majus, Blattstiele	5.0 „	0.0	NaCl 10 „
Id.	4.9 „	0.2	KNO_3 10 „
Fragaria grandiflora, Ausläufer	1.2 „	0.0 [1])	NaCl 10 „
Id.	1.8 „	0.1	KNO_3 10 „

Man sieht, dass der Einfluss der Salzlösung so gering ist, dass er bei gewöhnlichen Messungen vernachlässigt werden kann. Nur bei

1) Nach 8 Stunden gemessen.

Eschscholtzia überschreitet er die Grenzen der gewöhnlichen Messungsfehler, und auch hier nur in sehr unbedeutendem Maasse.

Am Schlusse dieses Abschnittes angelangt, wollen wir noch einen Blick auf die erhaltenen Resultate werfen.

Das Ergebniss aller Versuche war stets, dass es unmöglich war, einen Einfluss anderer Ursachen als des Turgorverlustes auf die endliche Länge plasmolytischer Sprosse nachzuweisen. Die Versuche waren aber nach so verschiedenen Methoden angestellt, dass ein solcher Einfluss, falls er bestände, hätte aufgefunden werden müssen. Die wichtigsten denkbaren Einwände betrafen die Verkürzung der Organe durch die Imbibition der Zellhäute mit der Salzlösung, und durch die Einstülpung dieser Häute infolge osmotischer Vorgänge. Aber ein messbarer Einfluss dieser beiden Factoren war in keinem Falle nachweisbar. Ich glaube durch diese Resultate berechtigt zu sein zur Aufstellung des folgenden Satzes:

Die messbare Verkürzung, welche wachsende Pflanzentheile in hochconcentrirten Salzlösungen erleiden, beruht nur auf der Aufhebung des Turgors.

V. Zusammenfassung der Resultate.

§ 19.

Zusammenfassung der Resultate.

Die in diesem Aufsatze von mir vorgeschlagene Methode, um den Turgor in wachsenden Pflanzentheilen vollständig aufzuheben, beruht auf der Anwendung von Salzlösungen. Wenn man wachsende, nicht zu dicke Pflanzentheile in geeignete Salzlösungen bringt, verlieren sie in zwei bis drei Stunden ihren Turgor, und somit ihre Turgorausdehnung vollständig, ohne eine weitere Verkürzung zu erleiden, und ohne dabei das Leben einzubüssen. Ihre Verkürzung ist somit ein Maass für ihre vorherige Turgorausdehnung.

Ich will jetzt die Methode im Zusammenhang beschreiben, und die wichtigsten Gründe für ihre Berechtigung zusammenstellen.

Für die Salzlösungen benutze ich Salpeter oder Kochsalz, da diese sich in vielen Hinsichten vor anderen Salzen empfehlen. So z. B. durch ihr rasches Eindringen in die Pflanzentheile und durch die relativ geringe Concentration, in welcher sie den Turgor aufheben. Zuckerlösungen sind fast in jeder Hinsicht viel weniger geeignet als Salzlösungen, wofür sich an verschiedenen Stellen die-

ser Abhandlung die Beweise finden. Was aber von ihnen gilt, gilt im Allgemeinen noch mehr von Glycerin- und Eiweisslösungen. Die Salpeter- und Kochsalzlösungen wende ich gewöhnlich in zehnprocentiger Concentration an; man kann fast in allen Fällen von vornherein sicher sein, dass diese Concentration den Turgor völlig aufhebt. Nicht selten benutzte ich auch 7 procentige, ja bisweilen 5 procentige Lösungen, wenn durch Controlleversuche die Berechtigung dieses Verfahrens bei der betreffenden Art bewiesen ist.

Die Vorbereitung der Sprosse ist eine sehr einfache. Die Strecke, deren Verkürzung in der Lösung man messen will, wird vorher durch zwei feine Querstriche mit chinesischer Tusche bezeichnet. Will man die Grösse der Verkürzung in verschiedenen Theilen der wachsenden Strecke kennen lernen, so wird diese durch mehrere Striche in sogenannte Partialzonen eingetheilt. Es empfiehlt sich, die Grösse solcher Zonen überall dieselbe sein zu lassen. Nachdem die Tusche hinreichend abgetrocknet ist, kann man die Organe, falls sie dünn sind, ohne Weiteres in die Lösung bringen. Sind sie zu dick, als dass ein rasches Eindringen der Salze zu erwarten wäre, so muss man sie der Länge nach halbiren, wobei dafür zu sorgen ist, dass die beiden Hälften möglichst gleich sind.

Die so vorbereiteten Sprosse kommen nun in die Salzlösung, wo sie nach 2—3 Stunden gemessen werden können. Dazu nimmt man sie vorsichtig aus der Lösung heraus, streckt sie nöthigenfalls gerade, aber ohne sie dabei auszudehnen, und legt dann einen Maassstab an die Marken an. Man wiederholt nach weiteren 1—2 Stunden diese Messung, um sich zu überzeugen, ob die Länge bereits constant geworden ist. Ist dies der Fall, so ist die gefundene Verkürzung das Maass der vorherigen Turgorausdehnung.

Ergiebt sich bei der zweiten Messung die Länge als noch nicht völlig constant, so kann man eine dritte und nöthigenfalls vierte Messung nach einiger Zeit vornehmen; doch eignen sich Sprosse, bei denen eine so lange Zeit vergeht, ehe die Länge constant wird, weniger gut für diese Untersuchungen.

Die Verkürzungen, welche bei dieser Behandlung in wachsenden Pflanzentheilen beobachtet werden, sind in der Regel so ansehnliche, dass die einfache Messung mittelst des Millimeterstabes völlig für ihr Studium ausreicht. Ganz gewöhnlich betragen sie 4—5 Mm., häufig sogar 8—10 Mm. auf der ganzen wachsenden Strecke eines Sprosses, und dies in Sprossen, in denen diese Strecke, wie gewöhnlich, nicht oder nicht viel über 100 Mm. lang ist. Wir werden in der folgenden Abhandlung sehen, dass diese Werthe noch steigen, wenn man sie für einzelne Partialzonen untersucht und in Procenten

der Länge berechnet. Es ist dieser Umstand für die Brauchbarkeit meiner Methode von sehr hoher Wichtigkeit.

Wenden wir uns jetzt zu den Beweisen für den Satz, dass der Turgor bei dieser Operation vollständig aufgehoben wird, und dass die Verkürzung dabei nur durch den Verlust des Turgors bedingt wird.

Ausgangspunkt für die Methode war der früher von mir aufgestellte Satz, dass der Filtrationswiderstand der Zellwandungen, welche das Zustandekommen des Turgors ermöglicht, eine Eigenschaft des plasmatischen Wandbelegs, nicht der Zellhaut sei. Die Zellhaut ist für die hier in Betracht kommenden gelösten Stoffe stets in hohem Grade permeabel, das Protoplasma bietet ihrem Durchgange einen äusserst grossen Widerstand. Diese Sätze finden in der vorliegenden Abhandlung vielfache weitere Begründung. Aus ihnen folgt, dass nur, so lange das Plasma allseitig der Zellwand anliegt, Turgor in einer Zelle bestehen kann. Wir wollen diese Folgerung etwas näher ausarbeiten.

Durch die Einwirkung einer Salzlösung von geeigneter Concentration wird das Protoplasma zunächst stellenweise, später allseitig von der Zellhaut abgelöst, denn der Zellsaft muss einen grossen Theil seines Wassers an die eindringende Salzlösung abgeben. Der plasmatische Wandbeleg hört dabei nicht auf den Zellsaft eng zu umschliessen, die bereits spannungslos gewordene Haut kann sich nicht weiter verkürzen und folgt dem Plasma gewöhnlich nicht. Die Salzlösung dringt also zwischen Plasma und Zellhaut ein. In diesem Zustande halten offenbar die elastische Spannung des Plasma und die wasseranziehende Kraft der eingedrungenen Lösung dem Streben des Zellsaftes, sich durch Wasseraufnahme zu vergrössern, das Gleichgewicht. Der Zellsaft kann also keinen Druck auf die eingedrungene Salzlösung in der Zelle ausüben und also auch nicht auf die Zellhaut. Ein solcher Druck ist aber noch in anderer Hinsicht unmöglich, nämlich wegen der Permeabilität der Zellhaut. Denn sobald die Haut durch den Druck der umschlossenen Lösung gespannt werden würde, würde sie durch ihre Elasticität die Lösung durch die eigenen Molecularporen hinauspressen.

Also: in einer Zelle, in der das Plasma stellenweise oder allseitig von der Zellwand abgelöst ist, kann kein Turgor bestehen. Die Turgorausdehnung geht also völlig verloren, bevor die Ablösung von der Zellwand anfängt. Es leuchtet ein, dass hier nur von elastischer Ausdehnung die Rede ist; hat der Turgor die Elasticitätsgrenze einer Zellhaut überschritten und eine bleibende Verlänge-

rung verursacht, so kann diese selbstverständlich nicht rückgängig gemacht werden. In solchen Fällen weist meine Methode allein den elastischen Theil der Ausdehnung nach, der ohne Zweifel stets der bedeutendste ist. Auch lässt sich bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft nicht einsehen, dass auf irgend einem experimentellen Wege eine bleibende Ausdehnung einer Zelle sich von einer Verlängerung durch Intussusception würde unterscheiden lassen.

Dass die Verkürzung nur durch den Verlust des Turgors bedingt ist und keine anderen Ursachen darauf einen messbaren Einfluss haben, habe ich im fünften Abschnitte bewiesen. Ein Faltenwerfen der Zellhäute, wie bei zu starker Verdunstung, tritt bei der Einwirkung von Salzlösungen nie ein. In einzelnen Fällen werden die Zellhäute dabei etwas eingestülpt, indem weniger Salz in die Zellen dringt, als Wasser heraustritt. Doch findet dies nie in dem Maasse statt, dass es die Länge eines Organes wesentlich beeinflusst; und in den oben empfohlenen Salzlösungen kommt die Erscheinung überhaupt nur selten(vielleicht nur bei sehr wasserreichen Sumpfpflanzen vor. Auch die Imbibition der Zellhäute mit den Salzlösungen ändert ihre Länge nicht merkbar.

Endlich ist noch hervorzuheben, dass nicht etwa ein Absterben der Zellhäute oder der ganzen Sprosse zu befürchten ist, wenn die Versuche nur nicht über die oben empfohlene Dauer hinausgedehnt werden. Wie lange die Sprosse in den Salzlösungen im Allgemeinen lebendig bleiben, lässt sich nicht sagen, da nach etwa drei Stunden bei den meisten diejenige Eigenschaft verloren geht, welche den einzigen directen Beweis ermöglicht. Sicher ist es aber, dass ein 2—3 stündiger Aufenthalt in der Regel unschädlich ist, da bei dieser Versuchsdauer die Sprosse nach dem Auswaschen des Salzes nicht nur ihre frühere Turgescenz wieder annehmen, sondern sogar weiter wachsen können.

II. UEBER DIE BEZIEHUNG ZWISCHEN TURGOR UND LÄNGENWACHSTHUM.

I. Bestimmung der Grösse der Turgorausdehnung in wachsenden Sprossen.

§ 1.

Methode der Versuche.

Nach der von Sachs begründeten mechanischen Theorie des Wachsthums ist die Ausdehnung der Zellen durch ihren Turgor einer der wesentlichsten Factoren des Längenwachsthums. Diese Ausdehnung vergrössert nach seiner Auffassung die Zwischenräume zwischen den Nägeli'schen Molecülen der Zellhaut und fördert dadurch die Ablagerung neuer fester Theilchen in der Haut.

So wichtig die Rolle dieser Turgorausdehnung beim Wachsthum ist, so gering sind unsere bisherigen Kenntnisse über diesen Gegenstand. Nicht nur ist der Einfluss dieser Ausdehnung auf das Wachsthum noch blos eine wahrscheinliche Hypothese, auch ihre eigene Abhängigkeit von äusseren Einflussen ist noch nicht experimentell studirt worden. Ja selbst die absolute Grösse der Ausdehnung, sowie die Aenderungen, welche sie mit zunehmendem Alter der Zellen erleidet, haben sich bis jetzt jedem genauen Studium entzogen.

In unserer ersten Abhandlung haben wir eine Methode begründet, welche die empirische Behandlung der einschlägigen Fragen ermöglicht. Wir wollen jetzt zunächst die wichtigste untersuchen, die nach der absoluten Grösse der Turgorausdehnung und nach ihrer Abhängigkeit vom Alter der Zellen. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht nur die wichtigste für die Theorie, sondern sie muss auch nothwendig der Lösung der übrigen Aufgaben vorangehen.

Wie in der vorigen Abhandlung auseinandergesetzt wurde, bestimmen wir die Grösse der Turgorausdehnung als die Längendifferenz zwischen dem völlig turgescenten und dem plasmolytischen Zustande eines Organes. Der plasmolytische Zustand eines Pflanzentheils aber ist derjenige, in welchem das Organ durch mehr-

stündigen Aufenthalt in einer starken Salzlösung seines Turgors völlig beraubt ist, indem in allen Zellen das Plasma von der Zellwand sich zurückgezogen hat. Dass die Verkürzung, welche ein Organ dabei erleidet, seiner vorherigen Turgorausdehnung gleich ist und also ein Maass für diese abgibt, haben wir in jener Arbeit ausführlich bewiesen. Auch sahen wir, dass dabei nur die elastische, nicht auch der ductile Theil jener Ausdehnung gemessen wird; der letztere ist jedenfalls weniger wichtig als der erstere und einer empirischen Untersuchung vielleicht überhaupt noch nicht zugänglich.

Die Versuche selbst sind alle in derselben Weise ausgeführt, ich will daher hier das Verfahren ausführlich beschreiben, um in den folgenden Paragraphen die Beschreibung der einzelnen Experimente möglichst kurz machen zu können.

In erster Linie ist die Wahl des Concentrationsgrades der Salzlösungen zu besprechen. Als Salze benutzte ich stets Kochsalz und Salpeter aus den in der vorigen Abhandlung angegebenen Gründen. Die Concentration war in der Regel 10%; in einigen Versuchen habe ich auch 7 oder 5% gewählt, wenn diese zur völligen Aufhebung des Turgors ausreichten. Wie ich früher gezeigt habe, heben 7% wohl in allen Fällen und 5% je nach den Arten und Individuen den Turgor vollständig auf. Geringere Concentrationen habe ich in den anzuführenden Versuchen nicht benutzt, sie reichen wohl nie hin, um den Turgor ganz zu vernichten und also die absolute Grösse der Turgorausdehnung kennen zu lernen. Wo es sich aber nur darum handelt, die relative Grösse dieser Ausdehnung in den verschiedenen Partialzonen zu studiren, da reichen in der Regel auch 4%, häufig sogar 3% noch hin. In den meisten Fällen aber ist bei 3% die Verkürzung so gering, dass die Unterschiede zwischen den einzelnen Zonen nicht mehr klar hervortreten. Noch mehr gilt dies von 2%, während bei 1% meist gar keine Verkürzung stattfindet. Wenn man mit 3—4 procentigen Lösungen Versuche anstellt und hinreichend deutliche Zahlen bekommt, so geben diese dieselben Resultate in Bezug auf die relative Grösse der Turgorausdehnung wie die mit 5—10 procentigen Lösungen durchgeführten Versuche.

In zweiter Linie habe ich Einiges über die Versuchsobjecte selbst zu sagen. Die Auswahl des Materials ist bei diesen Versuchen leider eine ziemlich beschränkte. Nur solche Sprosse, welche eine rasch wachsende Strecke von wenigstens 80—100 Mm. Länge besitzen, sind bei der angewandten Messungsmethode brauchbar. Es empfehlen sich deshalb vorzugsweise lange Blüthenstiele als Versuchs-

objecte, und habe ich solche auch in weitaus den meisten Fällen benutzt. Doch habe ich andere Organe in hinreichender Zahl in den Kreis der Untersuchungen aufgenommen, um den Resultaten allgemeine Gültigkeit zu sichern.

Eine weitere Einschränkung des Versuchsmaterials ist durch die Dicke der Objecte vorgeschrieben. Sprosse, welche weniger als 2—3 Mm. dick sind, können ganz in die Lösung gebracht werden, sind sie dicker, so müssen sie der Länge nach halbirt werden. Organe von über 5—6 Mm. sind auch dann noch zu dick; ich habe sie fast gar nicht benutzt. Der Nachtheil, den eine zu grosse Dicke der Versuchsobjecte mit sich bringt, besteht darin, dass das Salz nicht rasch genug eindringt, um den Spross innerhalb weniger Stunden eine völlig constante Länge erreichen zu lassen. Dieser Umstand bedingt eine längere Versuchsdauer und dadurch ein allmähliches Absterben der Sprosse während des Versuches, oder wenigstens die Unmöglichkeit, am Ende des Versuches noch den Beweis zu liefern, dass die Sprosse noch lebendig sind, wie wir in § 13 und 14 der ersten Abhandlung gesehen haben. Glücklicherweise haben wir in § 16 unserer ersten Abhandlung gefunden, dass auch bei einem langen Aufenthalte in der Lösung die Länge der plasmolytischen Sprosse nicht von störenden Einflüssen verändert wird. Wir dürfen hieraus schliessen, dass, wenn es, wie hier, nur darauf ankommt, die Länge eines Organs im plasmolytischen Zustande zu messen, es ziemlich gleichgültig ist, nach wie langer Zeit das Organ die constante Länge annimmt. Daher habe ich mich bei den mitzutheilenden Versuchen nicht immer auf eine 2—3 stündige Versuchsdauer beschränkt, sondern bisweilen erst nach viel längerer Zeit gemessen. Wo es aber möglich schien, habe ich die erste Messung innerhalb der drei ersten Stunden vorgenommen; die zweite folgte dann meist 1—2 Stunden später. Dabei musste ich dann auf eine absolute Gleichheit der Zahlenreihen der beiden an demselben Organe vorgenommenen Messungen verzichten; Unterschiede von einzelnen Zehntel Millimetern konnten nicht vermieden werden. Wo diese Unterschiede aber so gross waren, dass eine annähernd constante Länge nicht als bewiesen betrachtet werden konnte, habe ich die Versuche als nicht hinreichend beweiskräftig bei Seite gelegt. Die Tabellen der beiden folgenden Paragraphen werden zeigen, dass die Länge fast stets hinreichend constant war, um die Unterschiede in den Zahlenreihen der beiden Messungen nahezu als gewöhnliche Messungsfehler betrachten zu können. Bei der Besprechung der Resultate werden wir hierauf zurückkommen müs-

sen und sehen, dass die erwähnten Unterschiede, sofern sie durch nicht völlig constante Länge bedingt sind, in unseren Versuchen doch nie einen Einfluss auf die gezogenen Folgerungen ausüben.

Dass bei den Messungen die Gefahr einer Dehnung des Objectes, Stösse u. s. w., sorgfältig vermieden werden müssen, braucht in Anbetracht der grossen Dehnbarkeit und Schlaffheit der Gegenstände kaum bemerkt zu werden.

Eine wichtige Bedingung bei sämmtlichen Versuchen ist es, die Pflanzentheile vorher in den Zustand der höchst möglichen Turgescenz zu versetzen. Es leuchtet ein, dass unsere Methode es erlaubt, die Turgorausdehnung eines Organes in jedem willkürlich gewählten Moment zu bestimmen. Je stärker das Organ in diesem Momente turgescirt, um so grösser werden die gefundenen Werthe ausfallen. Umgekehrt werden die Zellen um so kleiner sein, je mehr Wasser das Organ durch Verdunstung und theilweises Welken verloren hat. Wollte man nun die Pflanzentheile einfach im Garten einsammeln und in die Salzlösung bringen, so würde man sie je nach dem Wetter, der Tageszeit und anderen Umständen in verschiedenen Zuständen der Turgescenz untersuchen. Die erhaltenen Resultate würden der Ausdruck dieser Verschiedenheiten sein, nicht aber allgemeine Regeln klar hervortreten lassen. Deshalb muss man die Objecte alle vorher in denselben Zustand versetzen, und dazu empfiehlt sich nur der Zustand der höchst möglichen Turgescenz. Um diese zu erreichen, wurden diese frisch abgeschnittenen Objecte während einiger Stunden in frischem Brunnenwasser ganz untergetaucht gehalten.

Um die Turgorausdehnung in ihrer Abhängigkeit vom Wachsthumszustande zu studiren, habe ich stets auch diesen letzteren selbst bestimmt. Es geschah dies genau in derselben Weise wie bei meinen früheren Versuchen über diesen Gegenstand [1]), wie die dort befolgte Methode auch in anderen Hinsichten möglichst beibehalten wurde. Doch beschränkte ich mich auf die Bestimmung des Wachsthumszustandes vor der Erforschung der Verkürzung in der Salzlösung. Nachdem die Tuschemarken in bestimmten Entfernungen (meist von je 20 Mm.) aufgetragen waren, wurden die Objecte, in Brunnenwasser untergetaucht, während 6—12 Stunden sich selbst überlassen. Die Verlängerungen der Partialzonen wur-

1) Siehe oben S. 271.

den als die Partialzuwachse betrachtet. Die Marken wurden nun nicht erneuert; die Längenänderungen in der Salzlösung bezogen sich also auf ungleiche Anfangslängen und mussten daher stets auf gleiche Anfangslängen umgerechnet werden.

Zum Schlusse will ich jetzt das Verfahren, wie es in allen Versuchen inne gehalten wurde, kurz beschreiben. Ich werde dann in den beiden folgenden Paragraphen jedesmal nur die in den einzelnen Versuchen verschiedenen Punkte anzugeben haben. Nachdem das Organ im Garten eingesammelt war, wurde es durch Tuschemarken in Partialzonen von meist 10—20 Mm. Länge eingetheilt und senkrecht in ein hohes, mit Wasser gefülltes Cylinderglas gestellt, wo es, ganz von Wasser bedeckt, während 10—12 Stunden verblieb. Als es hieraus hervorgenommen wurde, wurden die Entfernungen der Marken gemessen; die Verlängerungen lehrten die relative Wachsthumsgeschwindigkeit der einzelnen Partialzonen kennen. Jetzt wurde es, je nach seiner Dicke, entweder der Länge nach sorgfältig halbirt und in die Salzlösung gebracht, oder ganz in die wasserentziehende Flüssigkeit getaucht. Das Halbiren geschah stets so, dass dabei alle Marken mittendurch getheilt wurden, wodurch es möglich war, beide Sprosshälften zu messen. Ob die beiden Hälften hinreichend gleich waren, ergab sich aus den bei den folgenden Messungen erhaltenen Zahlen. In solchen Versuchen sind die angeführten Zahlen Mittelwerthe aus den an beiden Sprosshälften angestellten Messungen. Nach einem Aufenthalte in der Lösung von 1½—3 Stunden oder länger wurden die Entfernungen der Marken wieder gemessen; und diese Messung wurde dann nach 1—2 weiteren Stunden wiederholt. Die erste dieser beiden Messungen gibt die Verkürzung in der Salzlösung an; die zweite dient nur, um sich zu überzeugen, dass die Länge bei der ersten Messung bereits hinreichend constant geworden war.

Für jede Messung wird der Maasstab dem Objecte so angelegt, dass die oberste, der Endknospe am nächsten liegende Marke dem Nullpunkte der Millimeter-Eintheilung entspricht. Die Lage der übrigen Marken wird dann einfach am Maassstabe abgelesen; um die Längen der einzelnen Partialzonen zu bekommen, muss man also diese Zahlen der Reihe nach von einander subtrahiren. In den Tabellen gebe ich als „Lage der Marken" jedesmal diese direct beobachteten Zahlen. Neben diesen gebe ich in den Spalten „Partialzuwachse" und „Verkürzung in der Lösung" die fertig umgerechneten Zahlen. Ich habe alle Zahlen nämlich auf dieselbe Anfangslänge der Partialzonen (10—20 Mm., je nach dem Versuch)

umgerechnet, um sie unter sich völlig vergleichbar zu machen. Es war dies erforderlich wegen der verschiedenen Operationen, denen die Sprosse nach einander unterworfen werden. Alle Zahlen der Tabelle sind Mm.

Nach diesen Auseinandersetzungen werden die Tabellen der beiden folgenden Paragraphen wohl ohne Weiteres verständlich sein.

§ 2.

Die Grenze der ausgedehnten Zone.

Wenn man ausgewachsene Theile von Stengeln, Blüthenstielen oder Blattstielen in Salzlösungen auf ihre Turgorausdehnung prüft, so findet man im Allgemeinen keine Verkürzung. Ausgewachsene Theile besitzen in der Regel keine Turgorausdehnung. Dass es hiervon Ausnahmen gibt, wie die beweglichen Polster von *Mimosa* und mehrere andere Fälle uns lehren, kann keine Ursache sein, die Regel nicht aufzustellen.

Es ist sehr leicht, sich von der Wahrheit dieser Regel mit ausgewachsenen Stengelinternodien, Blattstielen u. s. w. zu überzeugen. Wichtiger aber ist es zu wissen, ob die Turgorausdehnung und das Längenwachsthum in einer Zelle gleichzeitig aufhören. Um dieses zu erfahren, stellen wir die Frage, ob in einem Organ, dessen unterer Theil bereits ausgewachsen ist, dessen Spitze aber noch wächst, die Turgorausdehnung auch genau auf der Grenze zwischen dem wachsenden und dem ausgewachsenen Theil aufhört. Die zur Beantwortung dieser Frage angestellten Versuche werden zur Erörterung eines nicht unwichtigen Punktes Veranlassung geben. Ich gebe zunächst die Beschreibung einiger Versuche, welche alle nach der in § 1 beschriebenen Methode angestellt worden sind.

I.

Butomus umbellatus.

Die Gipfel zweier Blüthenschäfte, deren erste Blüthe sich geöffnet hatte, wurden Abends abgeschnitten, durch Tuschestriche von der Infloresczenz aus in Partialzonen von je 20 Mm. eingetheilt und in Wasser gestellt, um noch einige Stunden zu wachsen. Nach Verlauf dieser Zeit wurden sie der Länge nach vorsichtig halbirt, und ihre Hälften in eine 10 procentige Salpeter-

lösung gebracht. In der Tabelle Ia sind die angegebenen Zahlen Mittelzahlen aus den Messungen der beiden Hälften des einen Blüthenstieles; vom zweiten Gipfel (Ib) wurde nur eine Hälfte gemessen. Der zu Ib benutzte Stiel war etwas älter, als der zu Ia verwandte.

Versuch Ia.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken		Partialzuwachse in 12 St.	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 6 St.
		nach 12 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in 10 % Salpeterlösung von 6 St.		
I oben	4.6	25.4	22.4	5.4	2.4
II	4.6	51.2	45.3	5.8	2.2
III	4.8	75.0	66.9	3.8	1.9
IV	4.9	96.3	86.8	1.3	1.3
V	4.9	116.7	106.5	0.4	0.7
VI	5.0	136.7	126.2	0.0	0.3
VII	—	156.7	145.9	0.0	0.3
VIII	—	176.7	165.8	0.0	0.1

Versuch Ib.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken			Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet	
		nach 12 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in 10 % Salpeterlösung v. $2^1/_2$ St.	von 6 St.		in $2^1/_2$ St.	in $3^1/_2$ St.
I oben	3.7	23.9	21.6	21.4	3.9	1.9	2.1
II	4.0	44.2	41.3	41.2	0.3	0.6	0.5
III	4.3	64.3	61.2	61.1	0.1	0.2	0.2
IV	4.5	84.3	81.2	81.0	0.0	0.0	0.1
V	4.5	104.3	101.2	110.0	0.0	0.0	0.0

II.

Alisma Plantago.

Ein sehr dünner junger Inflorescenzstiel eines kleinen Exemplars wurde für diesen Versuch ausgewählt. Er schien hinreichend dünn, um nach der Messung der Partialzuwachse ganz in die Salzlösung gebracht zu werden. Das wasserentziehende Mittel war eine 10 procentige Kochsalzlösung.

Versuch II.

Zone	Lage der Marken nach 11 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 13 St.	23 St.	Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 13 St.	in 23 St.
I oben	23.7	21.1	21.0	3.7	2.2	2.3
II	48.1	43.2	43.0	4.4	1.9	2.0
III	72.4	65.2	65.0	4.3	1.9	1.9
IV	93.3	85.2	84.8	0.9	0.8	1.0
V	113.4	105.2	104.7	0.1	0.1	0.2
VI	133.4	125.2	124.5	0.0	0.0	0.2
VII	153.4	145.2	144.5	0.0	0.0	0.0

III.

Cephalaria leucantha.

Junger Blüthenstiel, genau so behandelt wie in Versuch I; die Zahlen sind Mittelwerthe aus den Messungen der beiden Stielhälften. Es wurde eine 10 procentige Salpeterlösung angewendet.

Versuch III.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 13 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von $1^1/_2$ St.	$3^1/_2$ St.	Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in $1^1/_2$ St.	in $3^1/_2$ St.
I oben	2.7	20.8	19.1	19.1	0.8	1.6	1.6
II	2.5	42.1	38.7	38.5	1.3	1.6	1.8
III	2.4	63.0	58.0	57.7	0.9	1.5	1.6
IV	2.4	83.7	77.6	77.1	0.7	1.1	1.2
V	2.5	103.8	97.6	97.1	0.1	0.1	0.1
VI	2.5	123.8	117.6	117.1	0.0	0.0	0.0

IV.

Plantago media.

Junger Blüthenstiel, nach Bestimmung der Partialzuwachse ganz in eine 10 procentige Salpeterlösung getaucht. Der Blüthenstiel hatte 3 Stunden unter Brunnenwasser zugebracht, bevor die Marken aufgetragen wurden. Behandlung sonst dieselbe, wie in den übrigen Versuchen.

Versuch IV.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken			Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet	
		nach 12 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 3 St.	5 St.		in 3 St.	in 5 St.
I oben	1.3	23.6	21.0	20.8	3.6	2.2	2.4
II	1.3	47.1	41.8	41.2	3.5	2.3	2.6
III	1.4	68.2	61.4	61.1	1.1	1.4	1.1
IV	1.4	88.3	61.4	81.1	0.1	0.1	0.1
V	1.4	108.3	101.4	101.1	0.0	0.0	0.0

Das Resultat dieser Versuche ist, dass die Grenze der Verkürzung in der Salzlösung annähernd mit der Grenze der wachsenden Zone zusammenfällt. Nur in Versuch Ia erstreckt sich die Turgorausdehnung etwas über die Grenze der wachsenden Zone hinaus. Weitere Bestätigungen beider Fälle wird uns noch der nächste Paragraph bieten. (Versuche II—IV).

Bei der Beurtheilung des Zusammenfallens der beiden Grenzen muss man einen Umstand in Betracht ziehen, der bis jetzt bei den meisten Wachsthumsuntersuchungen nicht gehörig berücksichtigt worden ist und auch kaum berücksichtigt werden konnte, weil man nicht wusste, dass die Turgorausdehnung so hohe Werthe erreicht, als in Wirklichkeit der Fall ist. Auf der Grenze der wachsenden und der ausgewachsenen Strecke muss sich eine Zone befinden, in der zwar Wachsthum, aber keine Verlängerung stattfindet. Das Wachsthum holt hier einfach den Rest der Turgorausdehnung nach. Für diese Strecke müssen unsere Versuche kein Wachsthum, wohl aber noch eine geringe Turgorausdehnung nachweisen. In den meisten Versuchen ist sie offenbar zu schmal gewesen, um durch das Studium von 20 Mm. langen Partialzonen nachgewiesen zu werden, und nur in Versuch Ia mit *Butomus* und in mehreren Tabellen des folgenden Paragraphen tritt sie klar zum Vorschein.

Beachtet man diesen Umstand, so kann man das annähernde Zusammenfallen beider Grenzen als empirisch bewiesen betrachten.

§ 3.

Die Vertheilung der Turgorausdehnung über die wachsende Strecke der Sprosse. Versuche.

Die Versuche wurden genau in derselben Weise angestellt, wie die des vorigen Paragraphen; für ihre ausführliche Beschreibung

verweise ich also auch hier auf § 1. Nur ist zu bemerken, dass jetzt immer solche Sprosse ausgewählt wurden, in denen das Maximum der Partialzuwachse noch in einiger Entfernung vom Gipfel lag. Ausser in den drei ersten Versuchsreihen, werde ich immer für jede Species nur einen Versuch mittheilen; ich habe mit den meisten Arten deren mehrere gemacht, welche stets dieselben Resultate lieferten und keine grösseren Abweichungen von einander zeigten, als in den Tabellen der drei zuerst behandelten Arten gefunden werden.

I.

Butomus umbellatus.

Junger, kräftiger Blüthenstiel mit eben sich öffnender Inflorescenzknospe. Nach der Messung der Partialzuwachse wird er der Länge nach halbirt und kommt so in eine 10 procentige Salpeterlösung. Die Zahlen sind Mittelwerthe aus den Messungen der beiden Hälften. Grösse der Partialzonen 20 Mm.

Tabelle Ia.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 12stünd. Wachsthum	Lage der Marken nach einem Aufenthalt in der Lösung von 2½ St.	Lage der Marken nach einem Aufenthalt in der Lösung von 4½ St.	Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 2½ St.	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 4½ St.
I oben	4.7	23.1	21.0	21.0	3.1	1.8	1.8
II	5.2	47.1	42.9	42.7	4.0	1.8	1.9
III	5.4	72.0	65.5	65.3	4.9	1.8	1.8
IV	5.8	97.6	88.8	88.2	**5.6**	1.8	**2.1**
V	6.2	122.9	111.8	111.2	5.3	1.8	1.8
VI	6.3	147.1	134.1	133.4	4.2	1.6	1.7
VII	6.4	170.1	155.2	154.3	3.0	1.7	1.8
VIII	7.0	191.8	175.2	—	1.7	1.5	—

Ein zweiter Versuch mit derselben Species, in der statt der Salpeterlösung eine ebenso stark concentrirte Kochsalzlösung benutzt wurde, möge hier noch angeführt werden. Die Messungen des in der Salzlösung erschlafften Sprosses beziehen sich nur auf eine Längshälfte.

Tabelle Ib.

Zone	Lage der Marken: nach 12stünd. Wachsthum	Lage der Marken: nach einem Aufenthalt in der Lösung von 12 St.	Lage der Marken: nach einem Aufenthalt in der Lösung von 21 St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet: 12 St.	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet: 21 St.
I oben	22.9	20.9	20.8	2.9	1.7	1.8
II	47.5	43.5	43.3	4.6	1.6	1.7
III	73.0	67.0	66.6	5.5	1.6	1.7
IV	98.8	90.3	90.1	**5.8**	**1.9**	1.8
V	123.7	113.0	112.7	4.9	1.8	1.8
VI	146.6	134.1	133.7	2.9	1.6	1.7
VII	168.2	154.3	154.0	1.6	1.3	1.2
VIII	189.0	174.1	173.7	0.8	1.0	1.0
IX	209.1	194.0	193.3	0.1	0.2	0.5

Mehrere andere Versuche führten zu denselben Resultaten; es wäre überflüssig, sie hier alle mitzutheilen.

II.

Cephalaria leucantha.

Mit den jungen Blüthenstielen dieser Pflanze wurden sehr zahlreiche Versuche angestellt, aus denen ich hier vier Tabellen mittheilen will, welche sowohl das Uebereinstimmende, als auch die individuellen Unterschiede am klarsten übersehen lassen. Die Längenmaasse der in der Salzlösung erschlafften Stiele sind Mittelwerthe aus den beiden getrennt gemessenen Längshälften je eines Stieles. Die Lösung war 10% Salpeter, ausser in IId, wo eine 5 procentige Lösung angewandt wurde. Grösse der Partialzonen 20 Mm.

Tabelle IIa.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken: nach 13stünd. Wachsthum	Lage der Marken: nach einem Aufenthalt in der Lösung von $1^1/_2$ St.	Lage der Marken: nach einem Aufenthalt in der Lösung von $3^1/_2$ St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet: in $1^1/_2$ St.	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet: in $3^1/_2$ St.
I oben	2.2	20.8	19.3	19.2	0.8	1.4	1.5
II	2.0	42.2	39.0	38.9	**1.4**	**1.6**	1.6
III	2.0	63.6	58.7	58.3	**1.4**	**1.6**	**1.9**
IV	2.0	84.3	78.7	78.1	0.7	0.6	0.9
V	2.2	104.5	98.7	98.1	0.2	0.2	0.2

Tabelle IIb.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 13 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 1½ St.	3½ St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 1½ St.	in 3½ St.
I oben	1.9	21.0	19.1	19.1	1.0	1.8	1.8
II	1.9	42.0	38.6	38.4	1.0	1.4	1.6
III	2.0	63.1	58.1	57.7	1.1	1.5	1.7
IV	2.0	84.0	77.3	76.9	0.9	1.6	1.6
V	2.0	104.2	96.9	96.3	0.2	0.6	0.8
VI	2.0	124.2	116.8	116.2	0.0	0.2	0.1

Tabelle IIc.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 13 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 1½ St.	3½ St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 1½ St.	in 3½ St.
I oben	2.5	20.5	19.1	19.1	0.5	1.4	1.4
II	2.2	42.0	38.5	38.3	**1.5**	**2.0**	**2.2**
III	2.0	62.7	57.8	57.4	0.7	1.4	1.5
IV	2.0	82.8	77.5	77.0	0.1	0.4	0.5
V	2.0	122.8	97.3	96.9	0.0	0.2	0.0
VI	2.0	162.8	157.4	157.0	0.0	—0.1	—0.1

Tabelle IId (5 % Salpeter).

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 13 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 3½ St.	5 St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 3½ St.	in 5 St.
I oben	1.9	21.1	19.2	19.4	1.1	1.8	1.6
II	1.8	42.4	38.9	39.1	1.3	1.5	1.5
III	1.8	63.8	58.1	58.5	**1.4**	**2.1**	**1.9**
IV	1.9	84.2	77.8	78.1	0.4	0.4	0.4

III.

Plantago media.

Junge Blüthenstiele, nicht halbirt. Lösung eine 10 procentige Salpeterlösung. Länge der Partialzonen im Anfang des Versuchs 20 Mm. Aus zahlreichen Versuchen theile ich die beiden folgenden mit:

Tabelle IIIa.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 12 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 3 St.	5 St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 3 St.	in 5 St.
I oben	1.6	22.0	20.2	20.2	2.0	1.6	1.6
II	1.6	44.0	40.4	40.3	2.0	1.6	1.7
III	1.7	66.0	60.5	60.3	2.0	1.7	1.8
IV	1.7	87.1	80.0	79.8	1.1	1.5	1.5
V	1.7	107.4	100.0	99.7	0.3	0.3	0.5
VI	1.7	127.4	120.0	119.5	0.0	0.0	0.2

Tabelle IIIb.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 12 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Losung von 5 St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 5 St.
I oben	1.8	22.1	20.0	2.1	1.9
II	1.9	44.2	40.0	2.1	1.9
III	1.9	67.2	60.4	**3.0**	**2.3**
IV	1.9	87.7	80.1	0.5	0.8
V	1.9	107.7	100.0	0.0	0.1
VI	1.9	127.8	120.0	0.1	0.1

IV.

Froelichia floridana.

Junge Blüthenstiele, nicht halbirt. Salpeterlösung von 10%. Länge der Partialzonen 20 Mm.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 12 stünd. Wachsthum	nach einem Aufenthalt in der Lösung von 3 St.	4 St.	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 3 St.	in 4 St.
I oben	1.4	20.6	19.2	19.2	0.6	1.4	1.4
II	1.5	42.1	39.2	39.2	1.5	1.4	1.4
III	1.6	63.0	58.8	58.6	0.9	1.2	1.4
IV	1.8	83.5	78.0	77.9	0.5	1.3	1.2
V	1.8	103.5	97.6	97.1	0.0	0.4	0.8

V.

Alisma Plantago.

Kräftiger Blüthenschaft, nach der Messung der Partialzuwachse halbirt und in einer 10 procentigen Salpeterlösung untersucht. Länge der Partialzonen 20 Mm. Die Zahlen für die Verkürzung in der Lösung sind Mittelzahlen aus den beiden Stielhälften.

Zone	Dicke in Mm.	Lage der Marken nach 12 stünd. Wachsthum	Lage der Marken nach einem Aufenthalt in der Lösung von $2^1/_2$ St.	Lage der Marken nach einem Aufenthalt in der Lösung von $4^1/_2$ St.	Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in $2^1/_2$ St.	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in $4^1/_2$ St.
I oben	3.8	24.2	22.0	21.9	**4.2**	1.8	1.9
II	3.8	48.2	43.3	43.1	4.0	**2.2**	**2.3**
III	4.1	71.0	63.9	63.5	2.8	2.0	2.1
IV	4.1	91.1	83.1	83.0	0.1	0.9	0.6
V	4.1	111.1	103.0	102.7	0.0	0.1	0.3
VI	4.1	131.2	122.8	122.5	0.1	0.3	0.2

VI.

Thrincia hispida.

Junger Blüthenstiel, nicht halbirt. Salpeterlösung von 5%. Länge der Partialzonen 20 Mm.

Zone	Lage der Marken nach 10 stünd. Wachsthum	Lage der Marken nach einem Aufenthalt in der Lösung von 12 St.	Lage der Marken nach einem Aufenthalt in der Lösung von 14 St.	Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 12 St.	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet in 14 St.
I oben	22.3	20.6	21.0	2.3	1.5	1.2
II	46.3	42.7	43.0	**4.0**	1.5	**1.7**
III	69.0	63.6	64.0	2.7	1.6	1.5
IV	89.9	83.5	83.8	0.9	1.0	1.1
V	110.0	103.4	103.7	0.1	0.2	0.2
VI	130.0	123.2	123.6	0.0	0.2	0.1
VII	150.0	143.1	143.4	0.0	0.1	0.2

VII.

Papaver nudicaule.

Junger, noch nickender Blüthenstiel, nicht halbirt. Salpeterlösung von 10%. Länge der Partialzonen 20 Mm.

Zone	Lage der Marken		Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 20 Mm. Anfangslänge berechnet
	nach 7 stündigem Wachsthum	nach 12 stündigem Aufenthalt in der Lösung		
I oben	23.4	21.0	3.4	2.0
II	48.5	43.6	5.1	2.0
III	72.3	65.6	3.8	1.5
IV	92.4	85.2	0.1	0.5
V	112.5	105.2	0.1	0.1

VIII.

Pharbitis hispida.

Ein kräftiger, nicht windender Stengel wurde Abends, ohne von der Pflanze getrennt zu werden, durch Tuschemarken von der Endknospe aus in Zonen von je 10 Mm. getheilt. Am nächsten Morgen wurde er abgeschnitten, erst eine Stunde, von Brunnenwasser ganz bedeckt, in einem Gefäss stehen gelassen, und als er hierin voraussichtlich den höchsten Grad der Turgescenz erreicht hatte, herausgenommen, gemessen und in eine 10 procentige Kochsalzlösung gebracht. Hier wurde er nach 4 Stunden wieder gemessen. Nach weiteren 5 Stunden wurde die Messung wiederholt; die Resultate waren genau dieselben und brauchen deshalb nicht besonders aufgeführt zu werden.

Zone	Lage der Marken		Partial-zuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 10 Mm. Anfangslänge berechnet
	nach 12 stündigem Wachsthum	nach 4 stündigem Aufenthalt in der Lösung		
I oben	10.4	9.8	0.4	0.6
II	21.2	19.7	0.8	0.8
III	32.2	29.8	1.0	0.8
IV	43.0	39.9	0.8	0.6
V	53.3	49.6	0.3	0.6
VI	63.6	59.3	0.3	0.7
VII	74.0	69.1	0.4	0.6
VIII	84.3	78.8	0.3	0.6

IX.

Clematis vitalba.

Wachsender Gipfel eines kräftigen Stengels. Der Versuch wurde in jeder Hinsicht genau so durchgeführt wie in VIII.

Zone	Lage der Marken nach 12stündigem Wachsthum	Lage der Marken nach 4 stündigem Aufenthalt in der Lösung	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 10 Mm. Anfangslänge berechnet
I oben	10.4	9.2	0.4	1.2
II	21.5	19.0	1.1	1.2
III	32.5	29.0	1.0	0.9
IV	43.2	38.8	0.7	0.9
V	53.5	48.2	0.3	0.9
VI	64.0	58.3	0.5	0.4
VII	74.2	68.1	0.2	0.4
VIII	84.4	78.0	0.2	0.3

X.

Ampelopsis hederacea.

Wachsender Gipfel eines kräftigen Stengels. Anordnung und Details des Versuchs genau dieselben wie in VIII.

Zone	Lage der Marken nach 12stündigem Wachsthum	Lage der Marken nach 4 stündigem Aufenthalt in der Lösung	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 10 Mm. Anfangslänge berechnet
I oben	10.8	9.5	0.8	1.2
II	22.0	19.2	**1.2**	**1.4**
III	32.8	29.1	0.8	0.8
IV	43.2	39.0	0.4	0.5

XI.

Phaseolus multiflorus.

Epicotyles Glied einer im Finstern entwickelten Keimpflanze. Die Pflanze wuchs in Sägespänen; als das epicotyle Glied etwa 4 Cm.

lang war, wurden darauf, von der Spitze aus, Marken in Entfernungen von je 3 Mm. aufgetragen. Nach 8 Stunden wurden die Entfernungen dieser Marken gemessen, dann erst das Glied von der Pflanze abgeschnitten und sogleich in eine 10 procentige Salpeterlösung gebracht. Hier wurde es nach 2 Stunden gemessen.

Zone	Lage der Marken nach 8 stündigem Wachsthum	Lage der Marken nach 2 stündigem Aufenthalt in der Lösung	Partialzuwachse	Verkürzung in der Lösung, auf 3 Mm. Anfangslänge berechnet
I oben	3.5	3.0	0.5	0.4
II	7.6	6.4	1.1	0.5
III	12.8	11.0	2.2	0.4
IV	17.0	14.6	1.2	0.4
V	21.1	18.2	1.1	0.4
VI	25.2	22.1	1.1	0.1

§ 4.

Ergebnisse der Versuche.

Die in dem vorigen Paragraphen mitgetheilten empirischen Zahlenreihen wollen wir jetzt einer kritischen Betrachtung unterwerfen. Am deutlichsten tritt dabei in allen Tabellen hervor, dass man die wachsende Strecke in Bezug auf die Grösse der Turgorausdehnung in zwei Theile spalten kann. Im oberen Theile ist die Turgorausdehnung in den einzelnen Zonen nahezu gleich gross, in dem unteren Theil nimmt sie nach unten zu stetig ab, um, wie wir in § 2 sahen, an der Grenze des wachsenden Theiles aufzuhören. In dem oberen Theil ist das Wachsthum überall relativ bedeutend; in dem hinteren Theile nimmt es, wie die Turgorausdehnung, stetig ab. Im Grossen und Ganzen beobachten wir also einen deutlichen Parallelismus zwischen Turgorausdehnung und Längenwachsthum.

Besteht dieser Parallelismus auch im Einzelnen? Um diese Frage zu beantworten, haben wir zunächst zwei Punkte zu berücksichtigen. Der grossen Periode des Längenwachsthums entsprechend, nehmen bekanntlich die Partialzuwachse eines jungen wachsenden Pflanzentheils von dessen Gipfel aus im Allgemeinen erst zu, erreichen dann ein Maximum, um darauf wieder abzunehmen. Der Abnahme des Wachsthums entspricht in unseren Tabellen stets

eine Abnahme der Turgorausdehnung. Wir haben also jetzt die anfängliche Zunahme und das Maximum des Wachsthums zu betrachten und zu fragen, ob ihnen auch ähnliche Veränderungen in der Grösse der Turgorausdehnung entsprechen.

Eine Zunahme der Turgorausdehnung in der oberen Strecke der Versuchsobjecte ist in manchen Versuchen deutlich, in anderen aber nicht. Man findet sie z. B. in den Tabellen IIa, IIc, IIIa, IIIb, V, VI, VIII und X. Dies hat offenbar seinen Grund in dem Alter der den Versuchen unterworfenen Strecken. Je älter diese Strecke ist, um so weniger wird eine solche Zunahme sichtbar sein. Dass dem so ist, zeigen z. B. die Tabellen aus § 2, für die im Allgemeinen ältere Blüthenstiele gewählt sind, um Objecte mit hinreichend kurzer wachsender Strecke zu haben. In diesen fehlt meistens die Zunahme am Gipfel und ist auch die Strecke mit überall ziemlich gleicher Turgorausdehnung nicht vorhanden oder doch nur eine sehr kurze: die Grösse der Turgorausdehnung fällt fast in allen von oben nach unten stetig ab. Nun ist es klar, dass die allerjüngsten Zustände der Zellen in keinem einzigen Versuche des § 3 in der gemessenen Strecke enthalten sind. Denn bei den Blüthenstielen sind alle Zellen nicht nur aus der Theilungsperiode herausgetreten, sondern auch bereits nicht unerheblich gestreckt, bevor die Organe eine hinreichende Grösse erreichen, um uns als Versuchsobjecte zu dienen. Bei den Sprossen aber, welche mit ihrer Endknospe in die Salzlösung kamen, musste aus anderen, praktischen Gründen die jüngste Strecke von (VIII—X) dem zu messenden Theile ausgeschlossen werden. Die bedeutenden Partialzuwachse, welche die oberste gemessene Zone in allen Versuchen zeigte, beweisen zur Genüge, dass die jüngsten Zustände der Zellen nicht in die Versuche aufgenommen wurden. Da nun ungeachtet dieser nachtheiligen Umstände doch in den meisten Tabellen eine, wenn auch geringe Zunahme der Turgorausdehnung sichbar ist, so dürfen wir es als bewiesen betrachten, dass eine solche in hinreichend jungen Organen die Regel ist.

Betrachten wir jetzt das Maximum der Partialzuwachse, so finden wir, dass diesem in unseren Tabellen sehr häufig ein Maximum der Turgorausdehnung in derselben Partialzone entspricht. Oft ist dieses Maximum deutlich abgehoben (Versuch IIc, IId, IIIb, V, VI), oft weniger deutlich (Versuch I, IIa, IIIa, VIII, X). Auch sehen wir, dass es bei wiederholten Messungen desselben Sprosses nicht constant sichtbar ist, sondern bisweilen durch Beobachtungsfehler völlig verdeckt wird. So z. B. in den Versuchen mit *Butomus umbellatus*

(Ia und Ib). Dieser Umstand kann nicht Wunder nehmen, da ja auch das Maximum der Partialzuwachse nicht immer gleich deutlich ist und selbst nicht selten scheinbar fehlt. Ziemlich allgemein finden wir das Maximum der Turgorausdehnung weniger deutlich ausgezeichnet als dasjenige der Partialzuwachse, doch lässt sich hierüber wenig sagen, weil die Dauer der Zeit, welche für die Bestimmung des letzteren gewählt wurde, einen sehr grossen Einfluss auf seine Deutlichkeit hat. Als sehr wichtig ist aber hervorzuheben, dass überall, wo ein bestimmtes Maximum der Turgorausdehnung in den Zahlen sichtbar ist, es genau in derselben Zone liegt, wie das Maximum der Partialzuwachse. Nur in einzelnen Versuchen fällt es in eine der beiden benachbarten Zonen (z. B. in Versuch V), dieses aber ist, nach den theoretischen Auseinandersetzungen von Sachs [1]) über die Methode der Messung der Partialzuwachse, nicht anders zu erwarten.

Als das Resultat unserer Versuche betrachten wir also den Satz, dass in hinreichend jungen Objecten *die Turgorausdehnuug von der Spitze aus erst zunimmt, dann in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse ein Maximum erreicht* [2]), *und dann wieder allmählich abnimmt, um endlich an der hintern Grenze der wachsenden Strecke aufzuhören.* Fehlen in der zu messenden Strecke eines Organes die allerjüngsten Zustände der Zellen, so kann die Zunahme am oberen Ende unter Umständen gar nicht oder nur undeutlich zur Beobachtung gelangen. Ist die wachsende Strecke des Organs sehr lang, so ist die Turgorausdehnung oft in einem grossen Theile dieser Strecke überall ziemlich gleich gross, in diesem Falle ist das Maximum der Turgorausdehnung meist nur sehr wenig scharf ausgeprägt, und kann seine Lage leicht durch Nebenumstände verdeckt werden.

Wir können unserem Satze eine kürzere und schärfere Form geben, indem wir sagen: *Mit der Grösse der Turgorausdehnung steigt und fällt die Geschwindigkeit des Längenwachsthums in den Partialzonen wachsender Organe.* Was von einer Partialzone gilt, wird offenbar auch von jeder einzelnen Zelle gelten.

Ohne Zweifel wird der hier ausgesprochene Satz einmal von hervorragender Bedeutung für die Theorie des Längenwachsthums werden. Der geniale Begründer dieser Theorie geht bei seinen Auseinandersetzungen von der Hypothese aus, dass die Turgorausdeh-

---

1) Sachs, in den Arb. d. Bot. Inst. in Würzb., Heft III, S. 420.

2) Dieses Zusammenfallen der beiden Maxima wurde bereits früher, wenn auch mittelst einer weniger vollkommenen Methode, von mir bewiesen. Siehe oben S. 287.

nung das Längenwachsthum in wirksamer Weise beschleunigt. Diese Hypothese, welche bis jetzt noch nicht experimentell bewiesen worden ist, findet nun in unserem Satze eine wichtige Stütze. Denn in Verbindung mit diesem Satze ist sie im Stande, eine der auffallendsten Erscheinungen auf diesem Gebiete, die grosse Periode des Wachsthums, zu erklären, indem sie diese Periode als eine Folge der entsprechenden Veränderung der Turgorausdehnung auffasst. Freilich muss für eine vollständige Erklärung die Beziehung zwischen Ausdehnung und Beschleunigung des Wachsthums auch quantitativ bekannt sein.

Mit dieser Erklärung der grossen Periode des Wachsthums ist aber die Aufgabe keineswegs gelöst, sondern eigentlich ihrer Lösung nur um einen Schritt näher gebracht. Jetzt wird es die nächste Aufgabe sein, die Veränderungen der Turgorausdehnung selbst zu erklären. Dieses muss offenbar bei fortgesetzter Untersuchung gelingen. Denn die Turgorausdehnung ist ja die Resultirende von mehreren Factoren, unter denen die Turgorkraft des Zellinhaltes und die Dehnbarkeit und Elasticität der Haut die wichtigsten sind. Es fragt sich also zunächst, welche Aenderungen diese einzelnen Factoren mit zunehmendem Alter der Zellen erleiden.

Diese Erwägungen weisen uns den Weg, den die experimentelle Forschung einzuschlagen hat, um zu einer Lösung der wichtigsten Probleme zu gelangen, um welche sich die ganze Wachsthumslehre dreht. Leider sind die Schwierigkeiten, welche sich dem Fortschritte auf diesem Wege entgegenstellen, gerade hier sehr ansehnliche; doch hoffe ich durch die vorliegende Arbeit wenigstens die Methode zu ihrer Beseitigung angegeben zu haben.

Die grösste Schwierigkeit liegt wohl darin, dass die Genauigkeit der erhaltenen Zahlenwerthe den höchsten Anforderungen noch nicht entspricht. Es liegt dies daran, dass die zu messenden Unterschiede sehr geringe sind, und nur in günstigsten Fällen weit ausserhalb der Grenze der gewöhnlichen Messungsfehler liegen. Die Tabellen des vorigen Paragraphen zeigen, wie die Beweiskraft der Versuche hierdurch unter Umständen geschwächt wird. Im Grossen und Ganzen sind die Resultate immer über allen Zweifel erhoben; aber Unterschiede von wenigen Zehntel-Millimetern können oft durch eingeschlichene Fehler völlig verwischt werden. Ja sogar bei wiederholten Messungen desselben Sprosses kann dies vorkommen. Nur die Thatsache, dass jene geringen Unterschiede sehr häufig und stets gleichsinnig wiederkehren, erhebt ihre Anwesenheit über jeden Zweifel. Deshalb will ich hier nicht unterlassen, nochmals zu be-

tonen, dass die mitgetheilten Versuche aus viel grösseren Versuchsreihen ausgewählt sind, welche zur Gewinnung und Sicherstellung der oben besprochenen Resultate von mir durchgeführt worden sind.

Auch für Wurzeln (z. B. Hauptwurzeln von *Vicia Faba*) habe ich in ähnlicher Weise die Turgorausdehnung bestimmt und gefunden, dass sie auch hier von der Spitze aus erst zunimmt, in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse ein Maximum erreicht und dann wieder abnimmt.

Was die absolute Grösse der Turgorausdehnung anbelangt, so sehen wir, dass sie im kräftig wachsenden Theile junger Sprosse sehr gewöhnlich 8—10% beträgt. Nicht selten sogar ist sie noch grösser, ja in einzelnen Fällen erreicht sie im Maximum 14—16%. So z. B. Versuch X *Ampelopsis*; Versuch XI *Phaseolus*; auch bei anderen Pflanzen, z. B. *Cephalaria leucantha*, beobachtete ich bisweilen so hohe Werthe der Turgorausdehnung.

§ 5.

Die Verkürzung nicht völlig turgescenter Sprosse.

In allen bisherigen Versuchen wurden die Sprosse, bevor sie auf ihre Turgorausdehnung geprüft wurden, in den Zustand völliger Turgescenz versetzt. Die erhaltenen Resultate gelten also für diesen Zustand. Würden sie anders ausgefallen sein, wenn diese Vorsorge nicht beobachtet worden wäre? Offenbar ja, denn unsere Methode misst einfach die Turgorausdehnung, wie sie gerade in dem Momente vorhanden ist, in welchem das Organ in die Salzlösung gebracht wird. Je nach dem Wassergehalte des Organs würden wir seine Turgorausdehnung verschieden gross finden.

Von allen denkbaren Fällen interessiren uns hier nur die Zustände, welche in der freien Natur wirklich vorkommen. Wie würden unsere Resultate ausgefallen sein, wenn wir die Versuchsobjecte einfach im Garten eingesammelt und sogleich in die Lösungen gebracht hätten, ohne sie vorher in den Zustand höchster Turgescenz zu versetzen? Die Antwort auf diese Frage wird je nach Umständen eine verschiedene sein. Bei feuchtem Wetter werden Exemplare, welche bei Sonnenaufgang abgeschnitten werden, wohl den höchsten Grad der Turgescenz haben, unter diesen Umständen wären die Resultate also dieselben geblieben. Bei trockenem Wet-

ter, am Mittag oder Abend eines warmen Tages wird dies nicht der Fall sein. Denn die Pflanzentheile haben dann einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung verloren, sie können, auch wenn sie noch ganz frisch aussehen, doch als etwas gewelkt betrachtet werden.

Diese letzte Betrachtung gibt uns ein Mittel an die Hand, um vorherzusagen, wie die Resultate unter solchen Bedingungen ausfallen würden. Es handelt sich dabei nur um die relative Grösse der Turgorausdehnung in den einzelnen Partialzonen; die absolute ist selbstverständlich um so geringer, je wasserärmer das Organ ist. Wir haben also einfach zu fragen: wie ändert sich die relative Grösse der Turgorausdehnung beim Welken? Hierauf gibt uns unsere frühere Arbeit über dieses Thema folgende Antwort [1]). Die Partialzonen verkürzen sich beim Welken in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse am raschesten; von da aus nimmt diese Verkürzung nach aufwärts und abwärts stetig ab. Daraus folgt, dass das Maximum der Turgorausdehnung, da es in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse liegt, beim Welken verschwinden wird. Ja, es ist nicht unmöglich, dass die Verdunstung dort so stark sein wird, dass man gelegentlich an jener Stelle ein Minimum statt eines Maximums der Ausdehnung finden wird.

Dieses gilt nun nicht nur von halbgewelkten Sprossen, sondern im Allgemeinen auch von solchen, welche sich eben nicht im Zustande der höchsten Turgescenz befinden. Wenn man also im Hochsommer an einem warmen trockenen Tage, ja gar auf einem trockenen Boden, junge Sprosse einsammelt, und diese sogleich nach dem Auftragen der Marken in die Salzlösung bringt, so wird man oft mehr Aussicht haben, in der Höhe des Maximums der Partialzuwachse ein Minimum als ein Maximum der Turgorausdehnung zu finden.

Einige Beispiele mögen dies erläutern. Drei junge Blüthenstiele von *Froelichia floridana*, von solchem Alter, dass das Maximum der Partialzuwachse voraussichtlich noch in bedeutender Entfernung vom Gipfel lag, wurden an einem warmen Julitage im Freien abgeschnitten, dann sogleich durch Tuschemarken in Partialzonen von je 20 Mm. eingetheilt und in Salpeterlösungen verschiedener Concentration gebracht. Nach drei Stunden war die Verkürzung in den einzelnen Zonen, in Mm. ausgedrückt, folgende.

---

1) Siehe oben S. 271.

	I. In einer 5proc. Lösung.	II. In einer 7.5proc. Lösung	III. In einer 10proc. Lösung
In der oberen Zone	1.4	1.8	2.0
In der zweiten „	1.3	1.2	1.4
In der dritten „	**1.1**	**1.0**	**1.2**
In der vierten „	1.4	**1.0**	1.3
In der fünften „	1.5	1.4	1.4

In derselben Weise fand ich, bei Anwendung einer 10 procentigen Salpeterlösung, folgende Zahlen für Blüthenstiele von:

	Papaver alpinum.	Catananche coerulea.	Cucurbita Pepo.
In der oberen Zone	2.1	2.2	1.7
In der zweiten „	1.8	**1.8**	**1.3**
In der dritten „	**1.1**	2.1	1.6
In der vierten „	1.6	1.6	1.6
In der fünften „	1.3	0.1	

Diese Versuche sind aus grösseren Reihen ausgewählt, welche zeigen, dass bei frisch eingesammelten, und nicht künstlich in den Zustand höchster Turgescenz versetzen Sprossen, in derjenigen Höhe, wo gewöhnlich das Maximum der Partialzuwachse liegt, häufig kein Maximum der Turgorausdehnung, ja nicht selten ein Minimum dieser Ausdehnung gefunden wird. Die Einrichtung der Versuche erlaubte nicht, die Lage des Maximums der Partialzuwachse an denselben Exemplaren festzustellen; dies musste an Controlleobjecten geschehen. Es bleibt somit vorläufig unentschieden, ob mit dem Verschwinden des Maximums der Turgorausdehnung vielleicht nicht auch das Maximum der Partialzuwachse erlischt; eine Frage, deren Entscheidung offenbar von nicht geringer theoretischer Wichtigkeit sein würde.

II. Dehnbarkeit junger Sprosse im turgorlosen Zustande.

§ 6.

Methode der Dehnung.

In meiner mehrfach erwähnten Arbeit über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse [1]) habe ich die Organe immer im turgescenten Zustande gedehnt. Ich habe bereits damals hervorgehoben,

1) Siehe oben S. 271.

dass man so die totale Dehnbarkeit der Zellhäute nicht misst, sondern nur die Differenz zwischen dieser totalen Dehnbarkeit und der bereits vorhandenen Ausdehnung durch den Turgor. Nachdem wir nun in der ersten Abhandlung ein Mittel kennen gelernt haben, um den Turgor völlig auszuschliessen, können wir die totale Dehnbarkeit direct untersuchen. Wir wollen also jetzt die Dehnbarkeit der Sprosse im plasmolytischen Zustande studiren und die Resultate mit den bei der Dehnung frischer Sprosse erhaltenen vergleichen.

Der Zweck dieser Versuche ist nur, einen vollständigen Anschluss der damals erhaltenen Resultate an die im Vorhergehenden mitgetheilten Erfahrungen herzustellen. Nur hierdurch wird es möglich, die Aufgaben für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete klar zu machen. Solche spätere Untersuchungen werden, im Interesse der Lehre vom Turgor, zunächst die Dehnbarkeit und Elasticität der einzelnen Gewebepartien studiren müssen. In dem vorliegenden Aufsatze muss ich mich aber noch auf an ganzen Sprossen angestellte Dehnungsversuche beschränken.

Die Methode der Versuche war genau dieselbe wie in der erwähnten Arbeit, nur dass die Sprosse erst während einiger Stunden in eine 5—10 procentige Salzlösung gehalten wurden, um ihren Turgor vollständig zu verlieren. Der Umstand, dass dabei die Sprosse ganz schlaff werden, macht, dass bei den Versuchen sehr grosse Vorsicht nothwendig ist, um jede zu starke, zumal locale Dehnung und alle Stösse zu vermeiden, weil diese sonst die Resultate leicht trüben können. Aus demselben Grunde habe ich mich auf die Wiederholung der Dehnungsversuche beschränkt; für die Biegungs- und Torsionsversuche waren die Objecte zu schlaff. Auch konnten diese wegen des nahen Zusammenhanges aller dieser Eigenschaften ohne Schaden weggelassen werden. Wie bei meinen früheren Dehnungsversuchen war auch hier die Bestimmung der absoluten Grösse der Dehnbarkeit nicht der Zweck; es handelt sich nur um die Kenntniss der relativen Dehnbarkeit und der Beziehung dieser Eigenschaft zu dem Alter der Zellen, mit anderen Worten zur Curve der Partialzuwachse.

Ueber die Einzelheiten der Methode theile ich noch Folgendes mit, verweise aber im Allgemeinen auf die S. 288 gegebene Beschreibung. In jedem Versuche wurde erst das Wachsthum und dann die Turgorausdehnung der Partialzonen eines Sprosses genau in derselben Weise bestimmt, wie in § 1 des ersten Abschnittes beschrieben worden ist. Dann wurde der Spross horizontal

auf eine Korkplatte gelegt, die Endknospe mit einer kleinen Korkplatte bedeckt und diese letztere mittelst einer Klemmschraube gegen die erstere Platte angedrückt, bis die Knospe unverrückbar fest lag. Am älteren Ende des Sprosses wurde einfach ein Bindfaden mit einer Schlinge befestigt; dieser wurde angezogen und, sobald die gewünschte Dehnung erreicht war, mit einer Nadel auf der Korkplatte festgesteckt. Die Messung der Entfernung der Tuschestriche vor und nach der Dehnung geschah durch Anlegen eines fein gearbeiteten hölzernen Millimeterstabes.

Jeder Spross wurde zweimal gedehnt. Erst bis auf die Länge, welche er im frischen Zustande gehabt hatte, bevor er in die Salzlösung kam. Sobald die Verlängerung der Partialzonen dabei gemessen war, wurde er noch weiter und zwar so stark wie möglich gedehnt. Als nun die Entfernungen der Marken wieder gemessen waren, wurde die Nadel weggenommen; die Dehnung hörte also auf, und indem der Spross jetzt sich selbst überlassen wurde, zog er sich elastisch zusammen. Nach einigen Minuten wurde er dann wieder gemessen. Die Verlängerung glich sich dann, wie bei der Dehnung frischer Sprosse, nicht völlig aus, es konnte also ein elastischer und ein bleibender Theil der Ausdehnung unterschieden werden.

Ueber diesen Unterschied zwischen dem elastischen und dem bleibenden Theile der Dehnung will ich mich hier etwas weiter verbreiten. Ich habe schon in meiner früheren Arbeit hervorgehoben, dass dieser so gemessenen „bleibenden Ausdehnung" kein grosses Interesse zukommt. Die Zusammenziehung des gedehnten und wieder befreiten Sprosses hört nach den ersten Minuten nicht auf, sie wird nur äusserst langsam, geht aber noch stundenlang fort. Man kann diese langsame, nachträgliche Verkürzung als elastische Nachwirkung bezeichnen. Die Grösse dieser elastischen Nachwirkung zu bestimmen, ist äusserst schwer. Es ist aber durchaus nothwendig, sie genau zu kennen, wenn man die wirkliche bleibende Verlängerung bei der Dehnung bestimmen will. Denn die bleibende Verlängerung ist die Differenz zwischen der totalen und der (ganzen) elastischen Dehnung. Das Studium dieser Grössen ist aber eine für die Wachsthumstheorie äusserst wichtige Aufgabe. Zumal ist dies der Fall, seitdem von dem Begründer der jetzigen mechanischen Wachsthumstheorie ein Ueberschreiten der Elasticitätsgrenze der Zellhäute bei der Turgorausdehnung angenommen und als wichtiger Factor des Längenwachsthums be-

trachtet worden ist 1). Denn nur unter voller Berücksichtigung dieser elastischen Nachwirkung kann eine wirkliche bleibende Verlängerung bei der Dehnung empirisch bewiesen werden, und nur dieses ist der Beweis, dass die Elasticitätsgrenze wirklich überschritten würde. An turgescenten Sprossen scheint diese Frage nach einigen Vorversuchen gar nicht entschieden werden zu können, wegen der langen Dauer der elastischen Nachwirkung. Denn bevor die elastische Nachwirkung aufhört, kann das Längenwachsthum bereits eine messbare Verlängerung herbeigeführt haben, welche also jede bleibende Verlängerung durch Dehnung unsichtbar macht. Wenn man also an einem künstlich gedehnten Spross mehrere Stunden nach der Operation die Länge noch etwas grösser findet, als sie im letzten Momente vor der Dehnung war, so kann man nie wissen, ob dieser Längenunterschied eine bleibende Verlängerung durch die Dehnung oder einfaches Längenwachsthum ist. Nur an Sprossen, welche in der Salzlösung ihres Turgors beraubt sind, kann die Frage entschieden werden, denn in diesen ist das Wachsthum völlig ausgeschlossen. Aber hier erschweren andere Umstände den Nachweis der jedenfalls kleinen „bleibenden Verlängerungen" sehr. Denn die Sprosse müssen selbstverständlich, bevor man sie der Dehnung unterwirft, in der Salzlösung eine völlig constante Länge haben; wäre dies nicht der Fall, so würde ihre eigene allmählige Verkürzung nach dem Augenblicke der Dehnung weiter gehen und jede bleibende Verlängerung verwischen können. Um dieser Anforderung zu genügen, muss man aber eine reiche Auswahl sehr geeigneten Materials haben. Ich habe zahlreiche Versuche gemacht, um diese Frage zu beantworten, kann aber wegen der erwähnten Schwierigkeiten als Resultat nur die Vermuthung aussprechen, dass in jungen Zellen die Elasticitätsgrenze der Zellhäute bei der Turgorausdehnung vielleicht erreicht oder überschritten werde, dass aber in älteren, noch wachsenden Zellen dies keineswegs der Fall sei. Vielmehr scheinen mir diese ohne Ueberschreitung jener Grenze auch über ihre Länge im frischen Zustande ausgedehnt werden zu können. Wäre dieser Satz richtig, so müsste allerdings die erwähnte Meinung von Sachs eine Einschränkung erleiden; doch betone ich nochmals, dass ich ihn hier nur als Vermuthung ausgesprochen haben will.

---

1) Sachs, Lehrb. d. Bot. IV. Aufl., S. 762.

§ 7.

Dehnbarkeit von in Salzlösungen erschlafften Sprossen.

Bei sämmtlichen von mir an plasmolytischen Sprossen ausgeführten Dehnungsversuchen war die Vertheilung der Dehnbarkeit bei geringer Dehnung eine andere als bei sehr starker Dehnung. Wir müssen beide also getrennt besprechen und fangen mit der ersteren an, mit dem Falle also, in welchem die Sprosse auf die Länge gedehnt wurden, welche sie vor dem Eintauchen in die Salzlösung besassen. Bei dieser Methode hält die Verlängerung der einzelnen Partialzonen, d. h. also ihre relative Dehnbarkeit, gewöhnlich annähernd gleichen Schritt mit der Grösse der Turgorausdehnung derselben Zonen. Sie ist also meist in dem oberen, rasch wachsenden Theile überall ziemlich gleich gross und nimmt im hinteren, langsamer wachsenden Theile stetig ab. Dem Maximum der Turgorausdehnung entspricht häufig ein schwaches Maximum der Dehnbarkeit. Aber wie das erstgenannte Maximum in den Zahlen häufig nicht zu Tage tritt, so fehlt auch nicht selten das Maximum der Dehnbarkeit.

Anders verhält es sich bei sehr starker Dehnung. Dann findet man die Dehnbarkeit in der jüngsten Zone am grössten, von da aus ist sie um so geringer, je älter die betreffende Partialzone ist. Mit anderen Worten: bei sehr starker Dehnung plasmolytischer Sprosse nimmt die Dehnbarkeit von der Endknospe aus mit zunehmendem Alter stetig ab. Genau dieselbe Regel habe ich in meiner früheren Arbeit für turgescente Sprosse gefunden. Die Uebereinstimmung beider Regeln war übrigens nach den Resultaten des vorigen Abschnittes zu erwarten. Denn die totale Dehnbarkeit, wie sie in den Versuchen mit plasmolytischen Sprossen beobachtet wird, ist offenbar gleich der Summe der Turgorausdehnung und der Dehnbarkeit im frischen Zustande. Da nun die Turgorausdehnung im oberen, rasch wachsenden Theile eines Sprosses nur geringe Schwankungen zeigt, im hinteren, langsamer wachsenden stetig abnimmt, so war zu erwarten, dass sie das Resultat nicht merklich beeinflussen würde.

Ich habe hier die beiden extremen Fälle beschrieben. Es leuchtet ein, dass bei den Versuchen selbst nicht nur diese, sondern auch Uebergänge zwischen beiden beobachtet werden. Und diese stellen sogar die gewöhnlichen Fälle dar, weil man aus folgenden Gründen stets sehr geneigt ist, die Extreme zu vermeiden. Einer-

seits darf man nicht zu schwach dehnen, weil dann die Zahlen zu klein werden, um geringe Unterschiede hervortreten zu lassen. Andererseits aber stellt die Gefahr des Zerreissens bei der starken Dehnung eine Schranke, denn wenn der Spross bei der Operation reisst, so ist der Versuch verloren. In den Uebergangsfällen aber werden selbstverständlich die Resultate nur wenig scharf ausgeprägt sein, wie dies z. B. in unserem zweiten Beispiele (S. 482) der Fall ist.

Die Verschiedenheit der Resultate bei schwacher und bei starker Dehnung ist eine auffallende Erscheinung. Doch glaube ich, dass es nicht schwer halten wird, eine Erklärung für sie zu finden. Dazu wollen wir aber zunächst uns klar machen, in welchen Zonen sich denn eigentlich diese Verschiedenheit findet. Wir betrachten dazu zuerst die Zonen, welche hinter der Stelle des Maximums der Partialzuwachse liegen, und dann die jüngeren, zwischen dieser Stelle und der Endknospe befindlichen. In den erstgenannten nimmt sowohl bei schwacher als bei starker Dehnung die Dehnbarkeit mit zunehmendem Alter stetig ab; hier finden wir keinen wesentlichen, mit unserer Methode nachweisbaren Unterschied. Anders verhält es sich in der jüngsten Strecke. Bei schwacher Dehnung ist hier die Dehnbarkeit überall annähernd dieselbe oder sie nimmt sogar mit zunehmendem Alter um ein Geringes zu; bei starker Dehnung nimmt sie dagegen mit zunehmendem Alter stetig und meist bedeutend ab. Der Unterschied zwischen beiden Resultaten liegt also in den jüngsten Zonen und ist um so grösser, je jünger die betreffende Stelle ist.

Die Ursache dieser Verschiedenheit kann nun wohl nur darin liegen, dass bei der starken Dehnung die Elasticitätsgrenze überschritten wird. Wir dürfen also mit Wahrscheinlichkeit behaupten, dass bei der starken Dehnung die Elasticitätsgrenze um so mehr überschritten wird, je jünger die betreffende Querzone ist. In den älteren Zonen wird das Ueberschreiten jener Grenze durch unsere Versuche nicht bewiesen und tritt vielleicht bei manchen Versuchen auch gar nicht ein. Es liegen wichtige Gründe vor, um eine Dehnung, bei der die Länge der Partialzonen im frischen Zustande nicht überschritten wird, als eine Dehnung innerhalb der Elasticitätsgrenze zu betrachten. In diesem Falle würden die beiden für geringe und für starke Dehnung aufgestellten Regeln eine höhere Bedeutung bekommen; jene wäre die Regel für die elastische Dehnbarkeit, diese für die Dehnbarkeit bei der Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze.

Ich habe diese Dehnungsversuche mit zahlreichen Arten und für die meisten mehrere Male gemacht und dabei das eine Mal eine 10 procentige Salpeterlösung, das andere Mal eine ebenso starke Kochsalzlösung angewandt. Auch mit 5—7 procentigen Lösungen machte ich einige Versuche, einzelne sogar mit 3 procentiger Lösung. Für das richtige Verständniss wird es hinreichen, die beiden folgenden Versuche mitzutheilen.

Die Anordnung der Versuche ist im vorigen Paragraphen beschrieben; nur über die Tabellen habe ich noch Einiges zu sagen. Die Messungen fanden genau in derselben Weise wie in den Versuchen der §§ 2 und 3 statt; der Uebersichtlichkeit wegen habe ich aus den erhaltenen Zahlen hier die Längen für die einzelnen Partialzonen berechnet, aus denen durch Addition die empirischen Zahlen wieder erhalten werden können. Ich füge für jede Art eine zweite Tabelle bei, in der diese Zahlen auf gleiche Anfangslängen der Partialzonen (20 Mm.) umgerechnet sind.

I.

Thrincia hispida.

Junger, noch nickender Blüthenstiel, nicht halbirt. Salpeterlösung von 5%.

Tabelle A.

Absolute Längen der Partialzonen.

Zone	Dicke in Mm.	Nach 10stündigem Wachsthum (Totallänge 113.0 Mm.)	Nach 14 St. in der Lösung (Totallänge 105.3 Mm.)	Bei Dehnung des Ganzen auf 112.2 Mm.	Bei Dehnung des Ganzen auf 116.1 Mm.	Einige Minut. nach d. Aufhören der Dehnung (Totallänge 106.8 Mm.)
I oben	1.5	23.3	21.2	23.2	25.1	21.8
II	1.7	24.7	22.4	24.7	25.4	22.5
III	1.7	24.1	21.7	23.7	24.6	22.4
IV	1.8	20.9	20.0	20.6	20.9	20.1
V	1.9	20.0	20.0	20.0	20.1	20.0

Tabelle B.

Längenänderungen der Partialzonen, auf gleiche Anfangslängen berechnet.

Zone	Partial-zuwachse in 10 Std.	Verkürzung in d. Lösung in 14 Std.	Längenzunahme bei schwacher Dehnung	Längenzunahme bei starker Dehnung	Bleibende Verlängerung	Elastische Dehnung
I oben	3.3	1.8	1.9	3.7	0.6	3.1
II	4.7	1.9	2.1	2.7	0.1	2.6
III	4.1	2.0	1.9	2.7	0.7	2.0
IV	0.9	0.8	0.6	0.9	0.1	0.8
V	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1

II.

Plantago media.

Junger Blüthenstiel, nicht halbirt. Kochsalzlösung von 10%.

Tabelle A.

Absolute Längen der Partialzonen.

Zone	Dicke in Mm.	Nach 12stündigem Wachsthum (Totallänge 112.0 Mm.)	Nach 5 Std. in der Lösung (Totallänge 105.2 Mm.)	Bei Dehnung des Ganzen auf 111.0 Mm.	Bei Dehnung des Ganzen auf 116.1 Mm.	Einige Minut. nach d. Aufhören der Dehnung (Totallänge 107.4 Mm.)
I oben	1.1	25.2	22.7	25.1	27.4	23.8
II	1.2	25.2	22.4	24.9	26.8	23.3
III	1.2	21.5	20.1	20.9	21.7	20.3
IV	1.2	20.1	20.0	20.1	20.1	20.0
V	1.2	20.0	20.0	20.0	20.1	20.0

Tabelle B.

Längenänderungen der Partialzonen, auf gleiche Anfangslängen berechnet.

Zone	Partial-zuwachse in 12 Std.	Verkürzung in d. Lösung in 5 Std.	Längenzuwachse bei schwacher Dehnung	Längenzuwachse bei starker Dehnung	Bleibende Verlängerung	Elastische Dehnung
I oben	5.2	2.0	2.1	4.1	1.0	3.1
II	5.2	2.2	2.2	3.9	0.8	3.1
III	1.5	1.3	0.8	1.6	0.2	1.4
IV	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1
V	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1

Bei den mitgetheilten Versuchen konnte die Grösse der angewandten dehnenden Kraft nicht angegeben werden. Da aber diese dehnende Kraft der elastischen Spannkraft der gedehnten Häute gleich ist, so wäre es sehr wichtig zu wissen, welche Kraft erforderlich ist, um einen in Salzlösung erschlafften Spross wieder auf die frühere Länge auszudehnen. Denn diese Kraft muss wenigstens annähernd der elastischen Spannkraft der Zellhäute im turgescenten Zustand gleichkommen. Um nun eine Vorstellung von der Grösse dieser Kraft zu geben, habe ich einige Versuche angestellt, in denen die Dehnung durch angehängte Gewichte geschah. Das Versuchsobject lag dabei, wie immer, horizontal; der Faden lief über eine Rolle. Um die Sprosse auf die ursprüngliche Länge zu dehnen, waren in einigen Versuchen beispielsweise folgende Belastungen erforderlich. Bei einem jungen Blüthenstiele von *Thrincia hispida* von 1.3 Mm. Dicke, der sich in einer 10 procentigen Salpeterlösung in 3½ Stunden um 9.8 Mm. (auf 100 Mm.) verkürzt hatte: 60 Gramm. Bei einem jungen Blüthenstiele von *Plantago amplexicaulis* von 1.0 Mm. Dicke, der sich in derselben Lösung um 4.9 Mm. (auf 80 Mm.) verkürzt hatte: 50 Gr. In einem ähnlichen Versuch mit *Froelichia floridana* (Dicke 1.1 Mm.; Verkürzung 4.2 Mm. auf 100): 30 Gr. In mehreren anderen Versuchen erhielt ich ähnliche Zahlen. Also stets sehr ansehnliche Werthe. Berechnet man hieraus die elastische Spannkraft eines Querschnittes in dem fraglichen Zustand, so findet man diese = 4½, 6½, resp. 3 Atmosphären. Da diese Spannkraft annähernd dieselbe ist, wie im lebenden turgescenten Zustand der Sprosse, so sieht man, dass die Kräfte, welche bei den Turgorerscheinungen im Spiel sind, jedenfalls äusserst grosse sind.

§ 8.

Dehnbarkeit welker Sprosse.

Genau dieselben Resultate, wie bei der Dehnung plasmolytischer Sprosse, erhält man bei der Wiederholung dieser Versuche mit welken Exemplaren. Diese Uebereinstimmung stellt eine nicht unwichtige Bestätigung jener Resultate dar. Dazu kommt, dass sie die Widerlegung einer Reihe kleinlicher Einwände erleichtert, welche vielleicht gegen das Uebertragen der an plasmolytischen Sprossen erhaltenen Resultate auf den lebenden turgescenten Zustand gemacht werden könnten. Denn sie zeigt, dass auf jene Re-

sultate die abnormen Zustände, welche die Salzlösung herbeiführt, keinen wesentlichen Einfluss haben.

Aus diesen Gründen theile ich hier noch ein paar Dehnungsversuche mit welken Blüthenstielen als Beispiele mit. Die Anordnung der Versuche war genau dieselbe wie bei den Experimenten von § 7, nur dass, statt des Aufenthaltes in einer Salzlösung, die Sprosse in trockner Luft welken gelassen wurden. Die Tabellen sind also ohne weitere Erläuterung verständlich.

I.

Froelichia floridana.

Tabelle A.

Absolute Längen der Partialzonen.

Zone	Dicke in Mm.	Nach 12stündigem Wachsthum (Totallänge 142.1 Mm.)	Nach 4stündigem Welken (Totallänge 130.3 Mm.)	Bei Dehnung des Ganzen auf 142.1 Mm.	Bei Dehnung des Ganzen auf 144.9 Mm.	Einige Minut. nach d. Aufhören der Dehnung (Totallänge 147.8 Mm.)
I oben	1.4	20.2	18.2	20.6	21.6	20.0
II	1.6	20.8	18.2	20.4	20.9	19.6
III	1.7	20.7	17.4	20.8	21.3	19.4
IV	1.8	20.3	17.2	20.2	20.7	19.0
V	1.9	20.1	19.5	20.1	20.4	19.9
VI	1.9	20.0	19.8	20.0	20.0	19.9
VII	1.9	20.0	20.0	20.0	20.0	20.0

Tabelle B.

Längenänderungen der Partialzonen, auf gleiche Anfangslängen berechnet.

Zone	Partialzuwachse in 12 Std.	Verkürzung beim Welken in 4 Std.	Längenzunahme bei schwacher Dehnung	Längenzunahme bei starker Dehnung	Bleibende Verlängerung	Elastische Dehnung
I oben	0.2	2.0	2.6	3.7	2.0	1.7
II	0.8	2.5	2.5	3.0	1.5	1.5
III	0.7	3.2	3.9	4.5	2.3	2.2
IV	0.3	3.0	3.5	4.1	2.1	2.0
V	0.1	0.6	0.6	0.9	0.4	0.5
VI	0.0	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1
VII	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

II.

Papaver dubium.

TABELLE A.

Absolute Längen der Partialzonen.

Zone	Dicke in Mm.	Nach 12stündigem Wachsthum (Totallänge 87.0 Mm.)	Nach 5stündigem Welken (Totallänge 76.1 Mm.)	Bei Dehnung des Ganzen auf 87.7 Mm.	Bei Dehnung des Ganzen auf 89.1 Mm.	Einige Minut. nach d. Aufhören der Dehnung (Totallänge 83.8 Mm.)
I oben	1.8	22.0	18.2	22.4	23.1	21.0
II	1.8	23.0	18.9	23.5	23.9	21.7
III	1.8	21.1	19.6	20.9	21.2	20.6
IV	1.9	20.9	19.4	20.9	20.9	20.5

TABELLE B.

Längenänderungen der Partialzonen, auf gleiche Anfangslängen berechnet

Zone	Partialzuwachse in 12 Std.	Verkürzung beim Welken in 5 Std.	Längenzunahme bei		Bleibende Verlängerung	Elastische Dehnung
			schwacher Dehnung	starker Dehnung		
I oben	2.0	3.4	4.6	5.4	3.0	2.4
II	3.0	3.6	4.9	5.3	3.0	2.3
III	1.1	1.4	1.3	1.6	1.0	0.6
IV	0.9	1.4	1.5	1.5	1.1	0.4

Zum Schlusse füge ich noch eine Bemerkung über die Turgorkraft bei. Der gleichsinnige Verlauf der Curven für die Turgorausdehnung und für die Dehnbarkeit bei schwacher Dehnung gibt dazu die Veranlassung. Dieser annähernde Parallelismus findet sich auch bei den beiden Curven für die Verkürzung beim Welken und für schwache Dehnung im welken Zustand. Es lässt sich dieses Resultat unserer Versuche auch so fassen: Wenn man einen in einer Salzlösung oder durch Welken erschlafften Spross vorsichtig auf seine vorherige Länge ausdehnt, so nehmen dabei die einzelnen Partialzonen ebenfalls annähernd die Länge an, welche sie im frischen Zustand hatten. Nun ist bei der künstlichen Dehnung in unseren Versuchen offenbar die dehnende Kraft in jeder Partialzone dieselbe. Also muss in diesem gedehnten Zustande auch die elastische Spannkraft der Zellhäute in jedem Querschnitte dieselbe sein, da ja diese der dehnenden Kraft das Gleichge-

wicht hält. Da nun dabei die einzelnen Partialzonen alle annähernd die Länge zeigen, welche sie im frischen Zustand hatten, so liegt die Annahme nahe, dass die elastische Spannkraft in diesem Zustande ebenfalls in allen Zonen annähernd gleich sein wird. Bei kräftiger Turgescenz hält die Turgorkraft dieser elastischen Spannkraft das Gleichgewicht, und es ist also zu vermuthen, dass auch die Turgorkraft im wachsenden Theile eines Sprosses überall annähernd gleich gross sein, wenigstens keine sehr grossen Differenzen zeigen wird.

Spätere Versuche werden über die Richtigkeit dieser Vermuthung entscheiden müssen. Ich theile sie nur mit, weil sie sich aus den von mir erhaltenen Zahlen direct ergibt und voraussichtlich bei der Fortsetzung der Untersuchungen auf dem hier angegebenen Wege Dienste leisten kann.

Leipzig, W. Engelmann, 1877.

SUR LA PERMÉABILITÉ DES MEMBRANES PRÉCIPITÉES.

Depuis les mémorables recherches de Nägeli sur les propriétés physiques du protoplasme vivant [1]), il est généralement connu que celui-ci ne peut être traversé par les matières colorantes dissoutes. Tant que le protoplasma vit, il refuse tout passage aux matières colorantes, aussi bien à celles qui se trouvent dissoutes dans le suc cellulaire qu'à celles qu'on met en contact avec lui par des voies artificielles. Après la mort seulement, il permet la diffusion des matières colorantes.

Plus qu'aucun autre, ce phénomène extrêmement remarquable a fixé l'attention des phyto-physiologistes sur les propriétés diffusives du protoplasme vivant. Toutes les recherches qui tendent à jeter quelque jour sur ces propriétés sont accueillies avec faveur, parce qu'on espère obtenir par ce moyen l'explication d'un des phénomènes les plus mystérieux de la vie.

A ce point de vue, les recherches de M. Traube sur les propriétés diffusives des membranes précipitées semblaient particulièrement dignes d'intérêt. Car bien que M. Traube, ne connaissant [2]) pas les travaux de M. Nägeli, compare les propriétés de ses membranes précipitées à celles des *parois des cellules* vivantes, il est évident pour tout physiologiste que les propriétés en question ne peuvent être retrouvées dans les parois cellulaires, mais tout au plus dans le *protoplasme.*

Le résultat des recherches de M. Traube [3]) est celui-ci: *les précipités qui,* naissant sous des conditions déterminées, par l'action réciproque de certaines substances dissoutes, *prennent la forme de membranes fermées, possèdent en beaucoup de cas la propriété d'être impénétrables à leurs composants membranogènes.* Si

---

1) *Pflanzenphysiol. Untersuchungen von* Nägeli *und* Cramer, Heft I, 1855.

2) Voir, à ce sujet: Sachs, *Zur Geschichte der mechanischen Theorie des Wachsthums der organischen Zellen,* dans *Sitzungsber. der phys. medicin. Gesellsch. in Würzburg,* Avril 1878 et dans la *Botan. Zeitung* 1878. No. 16.

3) Traube, *Experimente zur Theorie der Zellbildung und Endosmose* (Reichert *und* Dubois-Reymond's *Archiv.* 1867, p. 87). Une analyse de ce Mémoire se trouve dans la *Botan. Zeitung,* 1875, p. 56.

cette proposition était confirmée, elle ne fournirait pas, il est vrai, l'explication de l'imperméabilité du protoplasme aux matières colorantes, mais elle n'en exprimerait pas moins une analogie des plus remarquables avec ce phénomène. La propriété reconnue au protoplasme ne serait plus alors l'apanage exclusif de membranes vivantes ou organisées, mais appartiendrait aussi à des pellicules artificielles, non organisées.

Les nombreuses expériences sur lesquelles M. Traube a fondé son assertion parurent, au premier abord, en fournir une démonstration satisfaisante. Aussi trouva-t-elle généralement créance chez les botanistes et fut-elle, entre autres, exposée en detail dans le Traité de M. Sachs[1]).

Occupé moi-même de recherches sur les propriétés diffusives du protoplasme, je fus vivement intéressé par les expériences de M. Traube, lorsque j'en pris connaissance dans la troisième édition du Traité de M. Sachs, et je résolus de m'assurer, par des observations personnelles, de l'exactitude des résultats annoncés. A cet effet, je répétai — mais à d'assez longs intervalles, par suite d'autres travaux — les principales des expériences en question, et je les variai autant que possible.

Mon attente fut toutefois déçue. A la vérité, mes expériences donnèrent en général les mêmes résultats empiriques que celles de M. Traube, mais une étude critique me montra que ces résultats ne légitimaient pas les conclusions que M. Traube en avait tirées. Au contraire, il me semble maintenant que la description même des expériences de M. Traube fournit des indications suffisantes du peu de fondement et même de la fausseté de son assertion. Du reste, j'ai trouvé des faits qui établissent cette fausseté d'une manière très claire et, à ce que je crois, irréfutable.

Ce n'était pas d'abord mon intention de publier les résultats que j'avais obtenus. Mais, tout récemment, l'attention des botanistes a de nouveau été fortement attirée sur les recherches de M. Traube et sur leur application à la physiologie des plantes[2]). Dans ces circonstances, la communication des expériences que j'avais entreprises uniquement pour m'orienter moi-même offrira peut-être quelque intérêt. Je les présente à titre de simples données, pouvant contribuer à leur juste valeur, pour la physiologie végétale, les mem-

---

1) *Lehrbuch der Botanik*, 4e éd., p. 642.

2) Voir: *Bot. Zeitung*, 1878. no. 16, et *Sitzungsber. d. phys.-medicin. Gesellsch. in Würzburg*, Avril 1878.

branes dites précipitées; quant aux conséquences déduites de mes observations, je les soumets au jugement des physiciens.

Pour faciliter l'intelligence de ce qui va suivre, je crois devoir donner un court aperçu des expériences de M. Traube. Je prendrai à cet effet un exemple particulier, celui concernant le précipité dont M. Traube a fait le plus fréquent usage dans ses expériences de diffusion.

Tout le monde sait qu'une solution de ferrocyanure de potassium, mise en contant avec une solution d'un sel de cuivre, donne un précipité de ferrocyanure de cuivre. Ordinairement ce précipité est sous forme de flocons d'un brun-rougeâtre. Mais si, au moyen d'une pipette, on laisse couler avec précaution une goutte du sel de cuivre 1) dans la solution de ferrocyanure de potassium, il ne se produit plus de précipité brun-rougeâtre: la goutte s'entoure alors d'une membrane transparente et incolore, qui, d'après M. Traube, consiste également en ferrocyanure de cuivre. Cette membrane empêche, au moins en apparence, la réaction ultérieure des deux sels, et la goutte reste pendant quelque temps sans éprouver de changement sensible au milieu de la solution jaune.

Une pareille goutte, revêtue d'une membrane précipitée, est ce que M. Traube appelle une cellule inorganique. Il vaut mieux l'appeler, avec M. Sachs 2), une cellule artificielle, attendu que le ferrocyanure de cuivre est une combinaison organique. Les deux sels, dont la réaction donne naissance à la membrane, sont appelés par M. Traube les membranogènes.

Suivant le degré de concentration des deux solutions, ces cellules présentent des propriétés différentes. M. Traube en distingue, d'après cela, de deux sortes: 1° les cellules tendues, 2° les cellules flasques.

Les premières se forment lorsque la solution du sel de cuivre attire l'eau plus fortement que la solution du ferrocyanure de potassium. Dans ce cas, la goutte absorbe de l'eau du liquide environnant et par là augmente de volume. En même temps sa paroi se distend, et finit par se déchirer à l'endroit le plus mince. Dès qu'une déchirure s'est produite quelque part, les deux membranogènes se trouvent

---

1) J'emploie, avec un succès égal, le sulfate, l'acétate et le chlorure de cuivre.

2) *Lehrbuch der Botanik*, 4e éd., p. 642.

en contact l'un avec l'autre et la fente est fermée par une nouvelle membrane 1). Par la répétition des phénomènes de distension, de rupture et de formation de membranes précipitées dans les fentes, une pareille cellule peut s'accroître en peu de temps jusqu'à un volume 10 à 20 fois plus grand que le volume primitif. Finalement, toutefois, la solution intérieure devient si étendue, que la cause d'un accroissement ultérieur cesse d'exister.

Les „cellules flasques" prennent naissance quand les deux solutions attirent l'eau avec une force égale. Il n'y a alors aucune raison pour que la cellule s'accroisse; elle conserve le volume qu'elle avait à l'orgine, et par conséquent la paroi n'est pas distendue, mais reste relâchée. Des déchirures, résultat d'un accroissement de volume, ne peuvent donc pas se produire en ce cas.

Pour les expériences de diffusion, il est clair que les cellules susceptibles de s'accroître ne conviennent pas du tout, à cause des fentes qui s'y forment continuellement. Aussi, pour cet usage, M. Traube a-t-il employé exclusivement les cellules à parois lâches.

Outre le ferrocyanure de potassium et les sels de cuivre, M. Traube nous a encore appris à connaître une foule d'autres substances qui peuvent donner lieu, deux à deux, à la production de cellules artificielles revêtues d'une membrane précipitée.

Parmi toutes ces différentes sortes de cellules, il y en a, suivant M. Traube, quelques-unes dont la paroi est perméable pour l'un des deux membranogènes, tandis que chez la grande majorité d'entre elles cela n'est pas le cas. A la première espèce appartiennent les cellules qui prennent naissance par l'action de l'ammoniaque sur le chlorure de fer ou de l'acide nitrique sur l'albumine 2). Ici, l'ammoniaque traverse la membrane et change le chlorure de fer en une masse d'hydrate d'oxyde de fer, et de même l'acide nitrique pénètre jusqu'à l'albumine qu'elle coagule en une épaisse gelée de nitrate d'albumine.

---

1) Le fait que les cellules artificielles s'accroissent au moyen de déchirures a été reconnu d'abord par M. Sachs (*Lehrbuch d. Botanik, l. c.*) sur les cellules de ferrocyanure de cuivre. Je l'ai observé, en outre, sur les cellules de ferrocyanure de fer, qui prennent naissance quand on introduit une goutte de perchlorure de fer dans du ferrocyanure de potassium, et sur les cellules qu'on obtient en introduisant une solution concentrée de chlorure de fer dans une solution étendue de silicate de potasse. Les arborisations bien connues, qui se forment dans le silicate de potasse lorsqu'on y jette de petits fragments d'un sel de fer, de cuivre, de plomb, ou d'un autre métal lourd, paraissent aussi s'accroître toujours au moyen de fentes.

2) *Bot. Zeitung*, 1875, p. 60.

Dans la plupart des cas, toutefois, la réaction des membranogènes reste limitée à la couche de séparation. A cette seconde espèce appartiennent les cellules de ferrocyanure de cuivre et une foule d'autres. En ce qui concerne celles-ci, M. Traube prétend que leur paroi est imperméable pour les deux membranogènes, attendu que les interstices entre les molécules ne peuvent pas y passer 1). Suivant lui, c'est dans ce cas seulement que la précipitation reste bornée à la limite de contact des deux liquides, c'est alors seulement qu'il se forme une couche mince de substance solide 2).

Après cet aperçu succinct des observations et des idées de M. Traube, j'examinerai, en premier lieu, la question de savoir dans quelles circonstances la production d'une membrane entre les deux liquides prouve l'imperméabilité de celle-ci pour ses deux membranogènes.

Au moment où l'on introduit une goutte de la solution étendue du sel de cuivre dans le ferrocyanure de potassium, la goutte se revêt d'une membrane hyaline. Elle se présente alors sous la forme d'une vésicule à contenu bleu, au sein du liquide jaune. Supposons d'abord que la membrane soit imperméable pour les deux sels. Aucune particule de ferrocyanure de potassium ne pourra alors entrer en contact avec le sel de cuivre, aucune nouvelle précipitation de ferrocyanure de cuivre ne pourra se faire. L'état, tel qu'il était au commencement, restera stationnaire; après plusieurs heures, et même plusieurs jours, on devra retrouver, dans le liquide jaune, une goutte bleue entourée d'une paroi hyaline. Réciproquement, l'observation de ce fait plaiderait en faveur de l'imperméabilité de la membrane pour les deux membranogènes.

Voyons maintenant quelles seraient les conséquences de l'hypothèse contraire. Supposons que la membrane soit perméable à l'un des deux membranogènes, ou à tous les deux. Trois cas peuvent alors être distingués: 1° la membrane n'est perméable que

1) *Bot. Zeitung*, 1875, p. 59, 60.

2) Les vues de M. Traube sur la grandeur relative des molécules des membranogènes et des interstices moléculaires de la membrane précipitée ne me paraissent pas reposer sur des fondements physiques assez solides. Il est du reste inutile de les soumettre ici à une appréciation critique, attendu que la prémisse empirique, qui en forme le point de départ, est inexacte, comme on le verra plus loin.

pour le sel de cuivre, 2° elle n'est perméable que pour le ferrocyanure de potassium, 3° elle laisse passer chacun des deux sels.

Si la membrane est perméable pour le sel de cuivre, aussitôt formée elle livrera passage à des molécules de ce sel. Celles-ci, arrivées à la surface extérieure de la paroi, s'y trouveront en contact avec du ferrocyanure de potassium: il se précipitera donc du ferrocyanure de cuivre, qui se déposera sur la paroi, au côté externe. Cela continuera ainsi, jusqu'à ce qu'une couche entière se soit déposée sur la paroi primitive. Mais cette nouvelle couche se laissera également traverser par le sel de cuivre, et une troisième couche de ferrocyanure de cuivre devra se former. Ou plutôt: dès le moment où elle a pris naissance, la paroi augmentera constamment d'épaisseur, par le dépôt de nouvelles particules de ferrocyanure de cuivre à sa face externe. Cet effet devra se continuer jusqu'à ce que, ou bien le sel de cuivre, ou bien le ferrocyanure de potassium soit entièrement épuisé: alors seulement disparaît la cause de la production du ferrocyanure de cuivre.

Les deux autres cas sont maintenant faciles à apprécier. Si la membrane n'est perméable que pour le ferrocyanure de potassium, elle devra s'épaissir au côté interne. Si elle est perméable pour chacun des deux sels, l'épaississement pourra avoir lieu des deux côtés, à moins que l'un des sels ne la traverse plus rapidement que l'autre, auquel cas l'épaississement sera de nouveau unilatéral.

Dans les trois cas qui sont possibles dans notre seconde hypothèse, la paroi de la cellule, dès sa première constitution, devra constamment s'accroître en épaisseur, et cet épaississement ne pourra s'arrêter que lorsqu'un des membranogènes sera entièrement consommé.

De ce raisonnement un peu prolixe résulte ceci:

1° si la conclusion de M. Traube est juste, et que la membrane précipitée soit imperméable pour les deux membranogènes, cette membrane conservera indéfiniment son épaisseur primitive.

2° si la membrane précipitée est perméable pour l'un des membranogènes ou pour tous les deux, son épaisseur devra augmenter continuellement, jusqu'à ce que l'un des membranogènes soit complétement épuisé.

Réciproquement, l'observation prolongée de la membrane fournira donc le moyen de contrôler la valeur de l'assertion de M. Traube. Si la membrane reste des jours entiers sans éprouver de changement, ce fait plaidera en faveur de l'asser-

tion; si elle s'épaissit au cours de l'expérience, la thèse de M. Traube sera réfutée.

La rapidité de l'épaississement dépendra naturellement de toutes sortes de circonstances accessoires. Il en est de même quant à la question de savoir si au bout de quelques jours on pourra voir la fin de l'action, en d'autres termes, constater empiriquement la disparition complète d'un des membranogènes. S'ils sont l'un et l'autre en grande quantité, ou si le mouvement à travers la membrane est très peu actif, il se passera peut-être des semaines avant que l'expérience soit entièrement terminée. Chacun sait, du reste, que les phénomènes de diffusion sont de leur nature très lents à s'accomplir. Il convient donc de choisir les circonstances de telle sorte que l'expérience ne dure pas trop longtemps.

L'examen critique auquel nous venons de nous livrer indique suffisamment de quelle manière il faut s'y prendre pour obtenir la réponse à la question que nous nous sommes posée. Je puis donc passer maintenant à la description de mes expériences. Je n'en exposerai qu'une seule en détail et me bornerai à communiquer succinctement le résultat des autres.

Pour obtenir une cellule flasque de ferrocyanure de cuivre, j'employai un liquide qui, sur 80 parties en poids d'eau distillée, contenait 20 parties de ferrocyanure potassique jaune du commerce. Comme sel de cuivre, je me servis du chlorure cuivrique. Afin d'obtenir celui-ci au degré de concentration convenable, j'en fis une solution assez concentrée, que j'étendis successivement d'eau distillée, jusqu'à ce qu'une goutte du mélange, introduite dans la solution de ferrocyanure potassique, formât une vésicule dont les parois restaient tout à fait lâches pendant plusieurs heures. Dans cet état de concentration, ma solution de chlorure cuivrique renfermait environ 3—5 pour cent du sel (hydraté) du commerce. Une pareille solution est un peu plus lourde que la solution de ferrocyanure potassique et se maintient donc au fond de celle-ci.

Un petit verre cylindrique, de 10 cm. de hauteur et d'environ 100 c. c. de capacité, étant rempli de la solution de ferrocyanure potassique, j'y laissai couler avec précaution une goutte du chlorure cuivrique étendu. Pour cela, une pipette, munie d'un robinet au-dessous de l'ampoule et étirée en une capillaire, convient très

bien. Je remplissais la pipette de la solution cuivrique, je fermais le robinet, j'essuyais avec soin la pipette en dehors, et je la plongeais dans la solution de ferrocyanure jusqu'à ce que la pointe atteignît le fond du verre. En ouvrant alors le robinet, on peut laisser sortir autant de sel de cuivre qu'on le veut. On ferme le robinet sans déplacer la pipette, puis on retire celles-ci d'un mouvement brusque. De cette manière, la membrane précipitée est nettement détachée de la pointe de la pipette à laquelle elle adhérait, et on obtient une cellule bien conformée, qui repose tranquillement sur le fond du vase.

Voyons maintenant si cette cellule éprouve ou non des changements dans le cours d'un ou de plusieurs jours.

Au moment où la goutte bleue apparut à la pointe de la pipette, elle se revêtit d'une pellicule extrêmement mince, délicate, incolore, transparente et limpide comme du verre. La goutte bleue, au sein du liquide jaune, paraissait de couleur verte. Dans cet état de la cellule, la membrane est extrêmement flexible, comme il est facile de s'en assurer par différentes expériences.

La cellule ne grossit pas et ne sembla d'abord éprouver aucun changement. Au bout de ½—1 heure, toutefois, je remarquai sur la paroi hyaline quelques taches d'un aspect brun clair et floconneux. Ces taches augmentèrent peu à peu en nombre et en étendue, et enfin la paroi entière prit une teinte brun clair, tout en restant provisoirement transparente. Mais, dans l'espace de quelques heures, la teinte brune se fonça de plus en plus, et la paroi perdit successivement sa transparence. Pendant ce temps, la cellule ne grandit pas du tout, et même après 24 heures elle avait encore son volume primitif. A ce moment, la paroi était brun foncé, épaisse et complétement opaque. Elle avait aussi perdu sa flexibilité et était devenue raide et fragile: au moindre contact elle se brisait. A l'aide d'une aiguille, je la cassai avec précaution en un point: il ne se forma pas de nouveau précipité. Cela prouvait que la cellule ne renfermait plus de sel de cuivre dissous; d'ailleurs, je pouvais voir distinctement que son contenu était coloré en jaune, qu'elle était par conséquent remplie de ferrocyanure de potassium.

Le résultat de l'expérience est donc:

Que la paroi de la cellule de ferrocyanure de cuivre, dès l'origine et d'une manière continue, a augmenté en épaisseur, jusqu'à ce qu'enfin tout le sel de cuivre eût été consommé.

De là découle la réponse à la question que nous nous sommes posée:

La paroi de la cellule de ferrocyanure de cuivre était perméable pour l'un des membranogènes ou pour tous les deux. Quant à ce dernier point, à savoir si la membrane était perméable pour un seul des deux sels ou pour les deux, je n'ai rien pu décider; cette question n'a du reste, pour l'objet que j'avais en vue, qu'une importance très secondaire, et la solution peut en être laissée, sans inconvénient, à des recherches ultérieures. En tout cas, *il est certain, que l'assertion de M. Traube, concernant l'imperméabilité de la paroi pour chacun des deux sels, est inconciliable avec le fait que je viens de décrire.*

L'expérience en question a été répétée plusieurs fois, avec diverses modifications, et toujours j'ai obtenu le même résultat. C'est ainsi, par exemple, que j'ai fait se déposer la couche de ferrocyanure de cuivre à la surface d'un papier-parchemin tendu sur l'extrémité d'un tube de verre, ce qui m'a fourni une membrane qui pouvait être conservée pendant plusieurs semaines. Comme la concentration des deux liquides avait été réglée conformément aux données communiquées ci-dessus, il ne se produisit pas d'éruptions dans cette membrane, ainsi que cela est ordinairement le cas. Au début de l'expérience, le sel de cuivre occupait le tube, dont l'extrémité recouverte de papier-parchemin était plongée dans la solution de ferrocyanure de potassium. La membrane précipitée sur le papier-parchemin devint de plus en plus épaisse, et au bout d'environ trois semaines je trouvai que tout le sel de cuivre avait disparu du tube, où il était remplacé par du ferrocyanure potassique.

A en juger d'après mes expériences, l'accroissement continu en épaisseur est une propriété générale des membranes précipitées. J'ai vu ce phénomène se produire aussi bien chez les cellules flasques de ferrocyanure de cuivre, que chez celles qui croissent. Je l'ai constaté également chez les deux genres de cellules du ferrocyanure de fer, obtenues par l'introduction d'une goutte de chlorure ferrique (concentré ou étendu) dans la solution de ferrocyanure de potassium; ici encore la paroi devient peu à peu épaisse, fragile et de couleur foncée. La même chose s'observe chez les cellules siliceuses, parmi lesquelles j'ai étudié celles à base de fer, de cuivre, de plomb et d'étain. On obtient ces cellules en jetant de petits fragments de sels des métaux susdits dans une solution étendue de silicate de potasse. Elles se développent

sur ces fragments sous la forme d'arbuscules richement ramifiés. Il se passe ordinairement plusieurs heures avant qu'elles aient atteint une hauteur un peu notable; mais si la solution de silicate (une partie du verre soluble du commerce sur deux parties d'eau distillée) est préalablement chauffée à 45° C., on peut les voir croître et elles acquièrent en moins d'une demi-heure une hauteur de 8 centim. et plus. Chez les cellules de silicate de fer, la paroi éprouve des changements de couleur très remarquables; d'abord blanche, puis grise, elle devient ensuite verte et prend alors une teinte de plus en plus foncée, jusqu'à ce qu'elle soit à peu près noire. Les autres cellules siliceuses précitées offrent aussi, quoique à un moindre degré, des changements continuels dans leurs parois.

Chez toutes les autres cellules artificielles dont j'ai fait un examen sommaire, j'ai constamment observé l'épaississement progressif de la paroi.

Lorsque, armé de la connaissance de ces résultats, on étudie attentivement les descriptions que M. Traube a données de ses expériences, on reconnaît qu'il y est fait mention, en plusieurs endroits, d'un épaississement de la paroi. Seulement, M. Traube a négligé de rechercher la cause de ce phénomène.

M. Traube a encore exécuté avec ses cellules flasques une foule d'autres expériences de diffusion, desquelles il déduit que, dans beaucoup de cas, les parois de ces cellules sont non-seulement imperméables pour les membranogènes, mais aussi pour nombre d'autres sels dissous. Toutes ces expériences ont été faites par la même méthode que celles dont nous avons rendu compte plus haut. Elles pèchent toutes en ceci, qu'elles ont duré beaucoup trop peu de temps et ont été effectuées à une trop petite échelle pour pouvoir trancher la question de savoir si les membranes précipitées étaient absolument imperméables aux sels étudiés, ou si elles ne s'en laissaient traverser que lentement. Elles ne justifient donc pas, à mon avis, la conclusion qu'en a tirée M. Traube. Du reste, à raison des faits rapportés ci-dessus, leur valeur pour la physiologie des plantes est si faible, qu'il est inutile de les soumettre ici à une critique détaillée.

Des raisonnements et des expériences qui précèdent, je crois pouvoir déduire, contrairement à l'assertion de M. Traube:

1°. que les membranes précipitées dont j'ai fait l'étude sont perméables pour leurs membranogènes (au moins pour l'un d'eux);

2°. que ces membranes augmentent d'épaisseur aussi longtemps qu'elles sont en contact avec les deux membranogènes;

3°. que pendant cet épaississement leurs propriétés physiques changent continuellement.

Il est clair que, par ces résultats, la prétendue analogie entre les membranes précipitées et le protoplasme vivant est réduite à une simple apparence, dépourvue de toute signification.

(Archives Néerlandaises des Sciences exactes et naturelles, T. XIII, *1878 p. 344*).

UEBER VERKÜRZUNG PFLANZLICHER ZELLEN DURCH AUFNAHME VON WASSER.

Bei den bisher bekannten Contractionserscheinungen im Pflanzenreich verlieren die sich contrahirenden Zellen Wasser; die vorher gespannten Zellhäute ziehen sich elastisch zusammen und das Volumen der Zellen wird kleiner. So z. B. in den reizbaren Polstern der Mimose und den Staubfäden der Cynareen.

Dagegen beruht die Contraction thierischer Organe, soweit deren Mechanismus genügend bekannt ist, nach den schönen Untersuchungen Engelmann's [1]) auf der Contraction kleiner protoplasmatischer Gewebselemente, welche sich bei der Zusammenziehung mit Wasser imbibiren und dabei kürzer und dicker werden. So z. B. in den quergestreiften Muskeln.

Es gibt im Pflanzenreiche eine Contractionserscheinung, welche, obgleich sie sehr allgemein verbreitet ist, doch bisher niemals von Physiologen berücksichtigt wurde. Ich meine die Contraction der Wurzeln. Es schien mir von Interesse, sie einer Untersuchung zu unterwerfen, um zu erfahren, ob sie mit den bisher bekannten Erscheinungen pflanzlicher Zellen oder mit denen thierischer Organe Uebereinstimmung zeige, oder vielleicht auf ganz anderen Ursachen beruhe als diese beiden. Das letztere war nicht unwahrscheinlich, da die Contraction der Wurzeln nicht durch Reize ausgelöst wird, und schon hierdurch wesentlich von jenen beiden Gruppen von Erscheinungen abweicht.

Fittmann [2]) bemerkte, dass die Winterknospe vieler zweijähriger Gewächse unter der Erdoberfläche des Bodens verborgen liegt, obgleich diese Pflanzen im Frühjahre ihre Cotylen und Plumula über den Boden erheben. Er folgerte daraus, dass solche Gewächse in den Boden hineinkriechen, was selbstverständlich nur durch eine Verkürzung der Wurzeln bewirkt werden kann. Ich habe mich von der Richtigkeit seiner Angabe überzeugt und gefunden, dass die

---

1) Th. W. Engelmann, Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelcontraction. Onderzoek Physiol. Labor. Utrecht. III. Reeks Deel V.

2) Fittmann, Botanisch-karpologische Bemerkungen. Flora 1819, Bd. II. S. 651.

Erscheinung eine ganz allgemeine im Pflanzenreiche und keineswegs eine auf eine bestimmte Gruppe von Gewächsen beschränkte ist.

Es ist leicht, sich von dieser Verkürzung der Wurzeln durch eigene Beobachtung zu überzeugen. Sie gibt sich, wie bereits Irmisch angab [1]), durch eigenthümliche Querrunzeln auf der Oberfläche der älteren Wurzeltheile zu erkennen; denn die Korkrinde wird von dem sich contrahirenden Gewebe passiv zusammengedrückt und gerunzelt. Die Runzeln sieht man in sehr schöner Weise an den Wurzeln von auf Wasser cultivirten Blumenzwiebeln (Hyacinthe, Tazette), ferner an den Hauptwurzeln ein- bis zweijähriger Pflanzen von *Carum Carvi*, *Conium maculatum*, *Dipsacus sylvestris*, den Nebenwurzeln von *Iris pallida* und vielen anderen.

Ich machte auf Hauptwurzeln junger Pflanzen von Rothklee und Zuckerrübe Marken in bestimmer Entfernung, liess die Pflanzen dann in Erde oder als Wasserculturen weiter wachsen und maass die Entfernung nach 3—6 Wochen wieder. Die Wurzeln hatten sich um 10—15 Proc., in einzelnen Fällen sogar um 20—25 Proc. ihrer Länge verkürzt [2]).

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich vorwiegend die Hauptwurzeln von 2—4 Monate alten Pflanzen von *Carum Carvi*, *Dipsacus fullonum* und *Cynara Scolymus*, und fand an ihnen Folgendes:

1) Lässt man die entblätterten Wurzeln in luftreichem Wasser liegen, so verkürzen sie sich. Diese Verkürzung ist in den ersten Stunden am raschesten, dauert aber oft mehrere Tage fort. Sie betrug z. B. bei

Lappa tomentosa in 3 Tagen	7,9 Proc.
Dipsacus sylvestris in 3 „	4,0 „
Carum Carvi in 2 Stunden	1,4 „
Carum Carvi in 3 Tagen	6,0 „
Cynara Scolymus in 5 Tagen	1,8 „

2) Die Wurzeln nehmen beim Liegen in Wasser an Dicke zu; es lässt sich dieses durch Messung von Querscheiben oder kleinen Längsschnitten unter dem Mikroskop leicht beweisen. Ich fand bei 8 maliger Vergrösserung die Zunahme an Dicke z. B. bei

Cynara Scolymus	4 Proc.
Carum Carvi	8 „

---

1) Irmisch, Beiträge zur vergl. Morphologie der Pflanzen. 5. Abth. Ueber einige Aroideen. Abhandl. der naturf. Gesellschaft in Halle. XIII. 2. 1874. S. 11.

2) Wachsthumsgeschichte des rothen Klee's. Landw. Jahrb. VI. 1877. S. 927; und Wachsthumsgeschichte der Zuckerrübe. Ibid. VIII. 1879. S. 473.

Beta vulgaris 6 Proc.
Conium maculatum 8 „

3) Die Wurzeln nehmen im Wasser an Volumen zu und werden dabei steifer.

4) Isolirte Gewebepartien zeigen im Wasser dieselben Dimensionsänderungen wie die ganzen Wurzeln: sowohl der Holzkörper als die Rinde contrahiren sich und dehnen sich der Quere nach aus. Diese Formänderungen sind bei Wurzeln mit Dickenwachsthum am ausgiebigsten im cambialen Gewebe, und nehmen mit zunehmendem Alter der Zellen, sowohl im Holz als in der Rinde ab.

5) Aeltere Wurzeln verkürzen sich im Wasser nicht mehr.

6) Die Parenchymzellen sind die contractilen Elemente, die übrigen Zellformen verhalten sich passiv und leisten sogar oft erheblichen Widerstand. Die Parenchymzellen sind im Wurzelgewebe krautiger Pflanzen in so überwiegender Weise vorhanden, dass es nicht Wunder nehmen kann, dass sie hier eine ganz besondere Function auszuüben haben, eine Function welche den Stengeln fehlt. Diese Function ist offenbar die der Contraction. Dass diese ihren Sitz in den Parenchymzellen hat, geht aus der Beobachtung hervor, dass sowohl isolirte Rindenstreifen, als auch einzelne Längstheile des Holzkörpers sich in Wasser contrahiren, und das Parenchym das einzige diesen verschiedenen Theilen gemeinsame Element ist. Man kann aber auch an feinen Längsschnitten die Contraction und Verdickung der Parenchymzellen bei Aufnahme von Wasser unter dem Mikroskop direct beobachten.

Dass die Korkrinde sich passiv verhält, geht aus ihren Querrunzeln deutlich hervor. Aber auch die spärlich entwickelten Holzgefässe werden passiv zusammengedrückt und dadurch häufig hin und her gebogen, wie man an den ältesten centralen Gefässen auf Längsschnitten sehr deutlich sehen kann. Auch die Bastfasern werden passiv gebogen. Diesen Thatsachen gegenüber erscheint es als eine sehr zweckmässige Adaption, dass die contractilen Wurzeln im Vergleich zu den Stengeln derselben Pflanzen stets so äusserst arm an dickwandigen Elementen sind. Zumal die Armuth an Holzgefässen und Holzfasern ist bekanntlich für ihre Gewebe charakteristisch.

Es war zu erwarten, dass die Vereinigung activer und passiver Elemente Gewebespannungen hervorrufen wird. Die Untersuchung lehrte dementsprechend, dass die äussere Rinde und das centrale Holz im Verbande zusammengedrückt, die innere Rinde und das jüngere Holz aber gedehnt sind. In der Querrichtung sind dagegen,

wie zu erwarten, erstere gedehnt, letztere zusammengedrückt. Bei der Isolirung der einzelnen Gewebetheile gleichen sich diese Spannungen aus; sie sind dadurch der Beobachtung leicht zugänglich.

7) Die Contraction bei Aufnahme von Wasser ist eine Erscheinung des Turgors, sie wird durch alle jene Mittel rückgängig gemacht, welche den Turgor aufheben. Am einfachsten zeigt sich dieses darin, dass die contractilen Wurzeln sich beim Welken nicht verkürzen, wie wachsende Wurzelspitzen oder Stengel zu thun pflegen, sondern sich verlängern. Ebenso verlängern sie sich, wenn das Protoplasma in irgend einer Weise getödtet wird, oder wenn es, durch Einwirkung von Salzlösungen, gezwungen wird, sich von der Zellwand abzulösen. Bei dieser Aufhebung des Turgors ziehen sich die Gewebe in querer Richtung zusammen. Diese Erscheinungen treten nicht nur dann auf, wenn man die Wurzeln vorher Wasser hat aufnehmen lassen, sondern auch wenn man frische Wurzeln untersucht. Dieses zeigt:

8) dass in den lebenden Wurzeln die Zellhäute der Parenchymzellen durch ihren Turgor gespannt und dabei in der Längsrichtung zusammengezogen sind.

9) Wurzeln, welche das Vermögen der Contraction durch Wasseraufnahme besitzen, verkürzen sich auf die Dauer in bleibender Weise. Es geht dieses ohne Weiteres daraus hervor, dass gerade diejenigen Wurzeln, welche die schönsten Querrunzeln haben, die Verkürzung im Wasser am deutlichsten zeigen. Dass der bleibenden Verkürzung eine bleibende Verdickung entsprechen wird, ist zu erwarten, jedoch an dicotylen Wurzeln schwerlich zu entscheiden; bei vielen Monocotylen sieht man oft, dass die älteren gerunzelten Wurzeltheile dicker sind als die jüngeren.

10) Der Turgor der contractilen Wurzeln spielt offenbar dieselbe Rolle wie der Turgor sich streckender Stengel- oder Wurzeltheile. Die sich streckenden Zellen der Stengel und Wurzeln werden durch ihren Turgor ausgedehnt, und zwar in der Längsrichtung bedeutend mehr als in der Querrichtung; es wird allgemein angenommen, dass ihr Wachsthum vorwiegend durch diese Längsdehnung gefördert wird. Genau so ist es mit den Zellen der contractilen Wurzeln; diese werden aber vorwiegend in der Querrichtung gedehnt und dabei in der Längsrichtung verkürzt. Es liegt auf der Hand, dass die dieser Formänderung durch Turgor folgende bleibende Veränderung ebenfalls auf Wachsthum beruhen wird. In diesem Falle aber ist die Contraction der Wurzeln nur als eine besondere Form der Zellstreckung aufzufassen.

11) Die Contraction durch Erhöhung des Turgors kann nur durch eine verschiedene Dehnbarkeit der Zellhäute in der Längsrichtung und in der Querrichtung erklärt werden. Denn die Turgorkraft ist in allen Richtungen dieselbe. Ungleiche Dehnbarkeit der Zellhäute in verschiedenen Richtungen ist eine ganz allgemeine Erscheinung im Pflanzenreich und also nichts besonderes für die Wurzeln. Das Merkwürdige ist nur, dass der Unterschied hier so gross ist, dass die durch die Dehnung in der Querrichtung in der Längsrichtung selbstverständlich entstehende Zusammenziehung, durch die Dehnung in der Längsrichtung nicht aufgehoben wird. Und gerade hierdurch wird die ganze Reihe von Erscheinungen verursacht, durch welche schliesslich die jüngsten Blätter der Wurzelrosette den erforderlichen Schutz im Boden finden.

Die ausführliche Beschreibung meiner Versuche und ihrer Resultate wird voraussichtlich demnächst in den Landwirthschaftlichen Jahrbüchern (Berlin, P. Parey) veröffentlicht werden.

(*Botanische Zeitung, 37. Jahrgang, 1879 p. 650*).

UEBER DIE INNEREN VORGÄNGE BEI DEN WACHSTHUMSKRÜMMUNGEN MEHRZELLIGER ORGANE.

Aus der Theorie, welche Sachs in seinem Lehrbuch der Botanik über die Beziehung von Turgor und Längenwachsthum aufgestellt hat, ergibt sich in Bezug auf die Krümmungen, welche bei wachsenden Organen durch ungleichseitiges Wachsthum vermittelt werden, die Frage, ob hier die Krümmungsursachen direct auf das Wachsthum, oder erst auf den Turgor und durch diesen auf das Wachsthum einwirken. Es leuchtet ein, dass diese Frage beantwortet sein muss, bevor man, mit Aussicht auf Erfolg, an die Erforschung der Wirkungsweise der Krümmungsreize treten kann. Mehrere Forscher haben versucht, zumal aus Analogien mit anderen Erscheinungen eine Antwort zu geben; eine experimentelle Entscheidung ist aber bis jetzt noch nicht geliefert worden.

Um diese Antwort zu finden, schien es mir durchaus unerlässlich, in jedem einzelnen Falle den etwaigen Antheil des Turgors von dem des Wachsthums an einer Krümming trennen zu können. Zu diesem Zwecke habe ich deshalb zuerst eine Methode ausgebildet, welche es gestattet, in einfacher Weise den Turgor in einem wachsenden Pflanzentheil völlig aufzuheben, ohne diesen sonst in merklicher Weise zu ändern. Ich habe sie bereits früher unter dem Namen der plasmolytischen Methode beschrieben [1]), und mit ihrer Hülfe in diesem Sommer eine Reihe von Versuchen durchgeführt, welche, wie ich glaube, die aufgestellte Frage vollkommen entscheiden.

Bei meinen Versuchen habe ich die Bewegungen der Ranken, wegen ihrer grossen Geschwindigkeit stets in erster Linie berücksichtigt, und in ihrer Erforschung die grösstmögliche experimentelle Vollständigkeit angestrebt. Die übrigen Krümmungserscheinungen zeigten bald eine so grosse Uebereinstimmung in dem fraglichen Punkte, dass die mit ihnen angestellten Versuche gleichsam nur eine Wiederholung der ersten Reihe darstellten.

---

1) Siehe oben S. 368.

Meine Versuche wurden im Allgemeinen in folgender Weise ausgeführt. Als der betreffende Pflanzentheil das Stadium der Krümmung erreicht hatte, welches ich gerade untersuchen wollte, wurde der Grad der Krümmung gemessen, und das Organ darauf in eine starke Salzlösung (meist Chlornatrium von 20 Proc.) gebracht. Hier verliert es bekanntlich in sehr kurzer Zeit seinen Turgor vollständig, und indem die vorher gespannten Zellhäute sich elastisch zusammenziehen, wird das Ganze kürzer. Ich habe oben (S. 433) nachgewiesen, dass die messbare Verkürzung in der Salzlösung in der Regel sehr erheblich ist (meist etwa 5 Proc., bisweilen bis 10 Proc. des ursprünglichen Länge) und ausschliesslich auf dem Verlust der Turgorausdehnung beruht. Um die Grösse der Turgorausdehnung bestimmen zu können, muss man das Organ also wieder untersuchen, sobald es in der Salzlösung eine constante Länge angenommen hat. Es kam also bei meinen Versuchen darauf an, in diesem Zustande den Grad der Krümmung auf's Neue zu bestimmen. Die Vergleichung dieser mit der anfänglichen Krümmung entschied über den Antheil des Turgors an der Erscheinung, wie sich aus folgender Ueberlegung ergibt.

Nehmen wir an, dass die Längendifferenz der convexen und concaven Seite, welche die Krümmung bedingt, ausschliesslich auf einer Differenz in der Turgorausdehnung beruht, so wird der Spross offenbar bei der Aufhebung des Turgors völlig gerade werden. Ist aber die Turgorausdehnung bei der Krümmung nicht betheiligt, und beruht letztere gänzlich auf einem ungleichseitigen Wachsthum, so wird bei der Plasmolyse die Krümmung bleiben. Endlich kann die Längendifferenz beider Seiten sowohl auf einer Differenz in der Turgorausdehnung, als auf einer solchen im Wachsthum beruhen, in diesem Falle würden die Sprosse ihre Krümmung in der Salzlösung offenbar zum Theil verlieren, zum Theil beibehalten. Umgekehrt wird aber das Verhalten der gekrümmten Pflanzentheile bei der Plasmolyse uns in einfacher Weise und mit völliger Sicherheit lehren, welcher Theil der Krümmung auf einer Zunahme des Turgors, und welcher auf wirklichem Wachsthum beruht.

Nach dieser Auseinandersetzung wird die Bedeutung der einzelnen Versuchsreihen, auch ohne ausführliche Beschreibung, verständlich sein.

Die Ranken von *Sicyos angulata* bewegen sich, wie Asa Gray zuerst beschrieb, bei Reizung so rasch, dass man die Bewegung als solche sehen kann. Sie lieferten dadurch ein sehr geeignetes Material für meine Untersuchung.

Zuerst untersuchte ich die epinastischen Bewegungen. Werden junge, noch spiralig aufgerollte Ranken, während sie sich strecken, abgeschnitten und plasmolysirt, so vermehren sie die Zahl ihrer Windungen; die rascher wachsende Oberseite zeigt also eine grössere Turgorausdehnung als die langsamer wachsende Unterseite. Gerade Ranken krümmen sich bei der Plasmolyse anfangs ganz mit der Oberseite concav; waren sie etwas älter, so krümmte sich nur noch die apicale Hälfte, die untere blieb in der Salzlösung gerade. Ranken, welche eben angefangen hatten, sich epinastisch zu krümmen, verloren die Krümmung bei der Plasmolyse vollständig, in einem Falle sah ich z. B. den unteren Theil einer Ranke, welcher bereits 2⅛ Windungen zeigte, wieder völlig gerade werden. Sind die Windungen zahlreicher, so gehen sie nur zum Theil verloren; ist die Ranke ausgewachsen, so ändern sich ihre Windungen beim Verluste des Turgors nicht mehr.

Bei leiser Berührung, Reiben der Unterseite u. s. w. machen die Ranken von *Sicyos* sehr schöne Windungen. Diese verschwinden, wenn sie schwach sind, bei der Plasmolyse vollständig, die Ranken krümmen sich mit der Oberseite concav, als ob sie nicht gereizt wären. War die Reizkrümmung bedeutender, so bleibt sie in der Salzlösung zu einem kleineren oder grösseren Theile. Genau so verhalten sich die Krümmungen um Stützen; haben sie nur kurze Zeit gedauert und keine erhebliche Grösse erreicht (meist etwa eine halbe Windung), so gehen sie völlig verloren; die Oberseite wird bei der Plasmolyse concav, wie bei nicht gereizten Ranken. Stärkere Krümmungen verschwinden in der Salzlösung nur zum Theil, allerdings oft zu einem sehr ansehnlichen Theil (so gingen z. B. in einem Falle von drei Windungen 1¾ verloren). Je länger die Bewegung gedauert hat, um so kleiner wird der auf Turgorausdehnung beruhende Theil der Krümmung; in ausgewachsenen Ranken verschwindet dieser völlig; sie ändern ihre Windungen in der Salzlösung nicht. Man sieht dies am schönsten an den zahlreichen Windungen, welche zwischen der Stütze und der Basis der Ranke entstehen.

Aus diesen Erfahrungen geht hervor, dass sowohl die epinastischen als die Reizbewegungen anfangs nur auf einer Differenz der Turgorausdehnung der Ober- und Unterseite beruhen. Später, und zwar während des grössten Theiles der Bewegung, betheiligen sich daran sowohl die Turgorausdehnung als auch das Wachsthum; endlich verschwindet die Differenz in der Turgorausdehnung und bleibt nur noch das ungleichseitige Wachsthum übrig.

Oder mit anderen Worten:

Die Bewegungen der Ranken von *Sicyos angulata*, sowohl die epinastischen als die Reizbewegungen, werden durch eine Zunahme der Turgorausdehnung auf der Oberseite verursacht. Diese Ausdehnung hat erst bei der Ueberschreitung einer gewissen Grenze eine Zunahme des Wachsthums der convexen Seite zur Folge. Am Ende der Bewegung wird schliesslich die ganze Turgorausdehnung durch das Wachsthum fixirt.

Wie die Ranken von *Sicyos* verhielten sich jene von *Cucurbita Pepo*, *Bryonia dioica*, *Echinocystis lobata* und *Passiflora gracilis*.

Die geotropischen Bewegungen studirte ich vorwiegend an Blüthenstielen, Keimstengeln und Knotengelenken. Die Bewegungen sind, auch in den günstigsten Fällen, viel langsamer als die der Ranken, was die Untersuchungen in vielen Punkten erschwert. Die erhaltenen Resultate bestätigen indess die mit den Ranken gewonnenen durchaus. Zur Messung der Krümmungen benutzte ich bei den Sprossen das Cyclometer 1), bei den Knotengelenken einen Gradbogen. Zu den Versuchen wurden die Sprosse nach Sachs' Vorgang in einem grossen Blechkasten über einer Unterlage von feuchtem Sand horizontalschwebend aufgestellt 2), nur diejenigen Exemplare, welche in kurzer Zeit erhebliche Krümmungen machten, wurden plasmolysirt. Die Vergleichung der Krümmungen vor und nach der Plasmolyse lehrte, dass Sprosse, welche sich erst während weniger Stunden aufwärts krümmten, in der Salzlösung stets einen Theil der Krümmung verlieren, hat die Einwirkung der Schwere aber 24 Stunden gedauert, so änderte sich die Krümmung in den meisten Fällen bei der Plasmolyse nicht. Knotengelenke werden nach kurzer, rascher Bewegung (*Polygonum nodosum*) völlig gerade, später verlieren sie bei der Plasmolyse die Krümmung nur noch zum Theil und zwar im Allgemeinen um so weniger, je länger die Bewegung gedauert hat.

Man sieht, dass auch bei den geotropischen Bewegungen zunächst die Turgorausdehnung auf der unteren Seite zunimmt; die einseitige Beschleunigung des Wachsthums ist dabei stets secundär. Die Schwere bedingt also eine Zunahme des Turgors auf der unteren Seite, die dadurch entstehende Krümmung wird allmählich durch das Wachsthum fixirt.

1) Siehe oben S. 165.

2) S. 162.

Genau so verhielten sich in den von mir untersuchten Fällen die heliotropischen Krümmungen.

Es war nach den bei den Ranken gewonnenen Erfahrungen zu erwarten, dass die von inneren Ursachen ausgelösten Wachsthumskrümmungen dieselbe Beziehung zwischen Turgor und Wachsthum würden erkennen lassen. Die angestellten Versuche bestätigten diese Folgerung durchaus. Blattstiele und isolirte Blattmittelnerven wurden in der oben für die Sprosse angegebenen Weise horizontal gestellt, jedoch so, dass die Medianebene horizontal lag (Flankenstellung).

In Folge ihrer Epinastie krümmten sie sich mit der Oberseite convex [1]. Nach kurzer Zeit in die Salzlösung gebracht, verloren einige Exemplare ihre Krümmung völlig, andere nur zum Theil. Nutirende Sprossgipfel streckten sich bei der Plasmolyse mehr oder weniger gerade; ebenso verhielten sich die windenden Gipfel von Schlingpflanzen; die älteren Theile behielten ihre Krümmung bei.

In allen diesen Fällen beruht also die Bewegung zunächst auf Turgorausdehnung; das Wachsthum betheiligt sich daran nur in secundärer Weise.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Versuche kurz zusammen, so dürfen wir sagen, *dass bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe zunächst die Turgorausdehnung auf der convex werdenden Seite zunimmt, und dass erst durch diese eine Beschleunigung des Wachsthums bedingt wird, durch welche die entstandene Krümmung allmählich völlig fixirt wird.*

Die Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen scheinen mir nach diesen Erfahrungen mit der Sachs'schen Wachsthumstheorie im schönsten Einklang zu stehen; die beobachteten Erscheinungen lassen sich nach dieser Theorie ohne Weiteres aus der nachgewiesenen einseitigen Zunahme der Turgorausdehnung ableiten.

In welcher Weise die Krümmungsursachen eine Zunahme der Turgorausdehnung bewirken, geht zwar aus den mitgetheilten Versuchen nicht hervor, kann aber aus verschiedenen Gründen kaum einem Zweifel unterworfen sein. Die Zunahme der Turgorausdehnung kann offenbar nur durch eine Neubildung von osmotisch wirksamen Stoffen in den Zellen des Schwellgewebes (des Parenchyms) verursacht werden, die Krümmungsursachen müssen also zunächst eine Bildung solcher Inhaltsstoffe bewirken.

---

1) Siehe oben S. 171.

In meiner ausführlichen Abhandlung werde ich die Gründe für diese Ansicht auseinandersetzen und ihre Richtigkeit durch Versuche zu beweisen suchen. Jetzt will ich aber noch einige Versuche beschreiben, welche sich aus dieser Ansicht ableiten lassen und welche, wenn sie auch keinen absoluten Beweis für sie liefern, sich doch zur Demonstration der Zunahme der Turgorkraft (d. h. der osmotischen Kraft der lebenden Zellen) des Schwellgewebes ganz besonders eignen.

Ein schönes Material für diese Versuche bieten die epinastischen und die Reizbewegungen der Ranken von *Sicyos angulata.*

Die Betrachtung, von der ich ausging, war folgende. Wenn im Parenchym der Ranken plötzlich die osmotische Kraft der Parenchymzellen zunimmt, so werden diese zwar darnach streben, sich durch Wasseraufnahme zu vergrössern, da sie aber das Wasser nur langsam den umgebenden Geweben entziehen können, so wird der als Krümmung sichtbare Effect keineswegs der Menge der producirten osmotisch wrksamen Stoffe entsprechen. Dieses wird erst dann der Fall sein, wenn jede Zelle ungehindert Wasser aufnehmen kann, also z. B. wenn sie es frei in den umgebenden Intercellularräumen vorfindet. Injicirt man also die Ranken unter der Luftpumpe mit Wasser, so werden sie sich voraussichtlich viel rascher krümmen, und die Intensität dieser Bewegung wird uns ein viel besseres Urtheil über die producirte Menge wasseranziehender Inhaltsstoffe gestatten, als die einfache Krümmungsbewegung ohne Hülfe der Injection.

Der Versuch hat die Folgerung durchaus bestätigt. Ich wähle als Beispiel eine Ranke von *Sicyos angulata,* welche sich um einen ihr als Stütze gebotenen Eisendraht im scharfen Winkel bis zu einer halben Windung gekrümmt hatte. Jetzt wurde die Stütze weggenommen, und die Ranke abgeschnitten und sehr vorsichtig injicirt. In etwas mehr als einer Viertelstunde wand sie sich, vom Berührungspunkte ausgehend, zu etwa sieben engen Windungen auf. Die Bewegung war im Anfang sehr rasch, viel rascher als erforderlich war, um sie als solche sehen zu können. Bedenkt man, dass die Ranke, durch einfache Nachwirkung, nach der Wegnahme der Stütze nur noch eine geringe Bewegung gemacht haben würde, so übersteigt die Wirkung der Injection offenbar unsere Erwartung. Der Versuch lehrt, dass der Reiz nicht nur an der berührten Stelle, sondern auch weit oberhalb und unterhalb dieses Punktes eine bedeutende Production osmotisch wirksamer Stoffe veranlasst hatte.

In derselben Weise habe ich die verschiedenen Bewegungser-

scheinungen der Ranken ausführlich studirt und darüber folgendes gefunden.

Zuerst untersuchte ich die epinastischen Bewegungen. Werden junge Ranken, welche noch spiralig aufgerollt sind, während ihrer Streckung injicirt, so wird dadurch diese Bewegung vorübergehend beschleunigt; ebenso wird die epinastische Aufrollung älterer Ranken durch Injection mit Wasser vorübergehend beschleunigt. Ausgewachsene Ranken ändern ihre Windungen bei dieser Operation nicht, ebenso bleiben gerade, nicht gereizte Ranken dabei gerade. Man sieht also, dass Wasserzufuhr die Krümmungsbewegungen zu jeder Zeit begünstigt; steht die Bewegung still oder hat sie aufgehört, so übt Zufuhr von Wasser keinen merklichen Einfluss aus. Während der Bewegung werden also fortwährend osmotisch wirksame Inhaltsstoffe producirt, welche nur der Zufuhr von Wasser bedürfen, um eine wirkliche Ausdehnung der Zelle herbeizuführen.

Viel bedeutendere Resultate als die epinastischen Bewegungen geben bei der Injection, wie bereits das angeführte Beispiel zeigte, die Reizbewegungen. Hier wird, wenigstens bei *Sicyos*, fast stets eine dem Auge als solche sichtbare Bewegung ausgelöst. In wenigen Minuten nimmt die Zahl der Windungen meist sehr merklich zu, während ihr Durchmesser sich gewöhnlich entsprechend verkleinert. Dieses beobachtete ich sowohl bei Ranken, welche durch leises Berühren oder Reiben der Unterseite gereizt waren, als bei solchen, welche angefangen hatten, sich um Stützen zu krümmen. Gewöhnlich wurden die Krümmungen nachher wieder ausgeglichen, wie solches auch ohne Injection nach dem Aufhören des Reizes oder der Entfernung der Stütze zu geschehen pflegt. Bisweilen waren sie so zahlreich, dass sie nur zum Theil verschwinden konnten, bevor die Ranke von der epinastischen Aufrollung ergriffen wurde. Sind die Windungen um Stützen, oder zwischen die Stütze und der Basis der Ranke älter geworden, so ändern sie sich bei der Injection nicht mehr.

Wenn die epinastischen Bewegungen der Ranken nach obigen Ausführungen durch eine stetige Production osmotisch wirksamer Stoffe im Inhalte der Zellen des Parenchyms bedingt werden, so kann es kaum einem Zweifel unterworfen sein, dass auch die gesammte Streckung der Ranke auf einer stetigen Neubildung solcher Stoffe beruhe. Und wenn dem so ist, so leuchtet ein, dass durch die Reize einfach der sonst stetig und langsam verlaufende Process plötzlich und vorübergehend beschleunigt wird.

Die gewonnenen Gesichtspunkte lassen sich ohne Zwang auch

auf andere Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe anwenden. Derartige Betrachtungen führten mich zu folgenden Schlüssen:

Das Längenwachsthum (die Streckung) beruht auf einer stetigen Production osmotisch wirksamer Stoffe im Safte der Zellen.

Aeussere und innere Ursachen veranlassen dadurch Krümmungen in wachsenden mehrzelligen Organen, dass sie diese Production osmotisch wirksamer Stoffe einseitig beschleunigen.

Die Beschreibung meiner Versuche, sowie die ausführliche Beweisführung für meine Folgerungen, aus der ich hier nur das Wichtigste kurz andeuten konnte, wird hoffentlich demnächst in einer anderen Zeitschrift erfolgen.

(*Botanische Zeitung, 37. Jahrgang 1879 S. 830*).

UEBER DIE BEDEUTUNG DER PFLANZEN-SÄUREN FÜR DEN TURGOR DER ZELLEN.

Seitdem man weiss, dass in den Chlorophyllkörpern die lebendige Kraft der Sonnenstrahlen in chemische Spannkräfte umgesetzt wird, und dass dieser Proces die einzige ausgiebige Kraftquelle für die grünen Pflanzen bildet, folgt aus dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft, dass die im Chlorophyll unter dem Einfluss des Lichtes gebildeten organischen Verbindungen nicht nur den Ausganspunkt für die chemischen Processe in der Pflanze darstellen, sondern auch die Quelle der Kraft für sämmtliche, sowohl chemische als mechanische Bewegungen bilden müssen.

Der herrschenden Ansicht gemäss, ist es das lebendige Protoplasma, welches diese Spannkräfte in lebendige Kräfte umsetzt; das Protoplasma bedingt es, in welcher Weise und zu welchen Zwecken die aufgespeicherten Kräfte in jedem einzelnen Falle verwendet werden. Dementsprechend muss man annehmen 1), dass die Vorgänge, die es hervorruft, wenigstens in ihrem Anfange nicht neben ihm, sondern in seinem Innern, zwischen seinen eigenen Molekülen stattfinden. Auch wenn ein Theil des Processes, vielleicht der einzige äusserlich wahrnehmbare Theil, ausserhalb des Protoplasma verläuft, so ist doch der erste Anstoss, der Anfang der Bewegung, in allen Fällen im Protoplasma selbst zu suchen. Die Kraftentwickelung in der Pflanze hängt aufs innigste mit ihrer Athmung zusammen, und diese ist, wie Garreau's schöne Untersuchungen bewiesen haben 2), eine Function des Protoplasma.

Ueberall, wo wir im Organismus Leistungen beobachten, sind wir also gezwungen, die Frage zu stellen: Welche chemischen Spannkräfte werden dabei in lebendige Kräfte verwandelt, und in welcher Weise findet dieses unter der Herrschaft des lebenden Protoplasma statt?

Seit langer Zeit habe ich mich mit Untersuchungen über die Ursachen des Turgors und über die Beziehungen zwischen Turgor und Wachsthum beschäftigt. Dabei entstand das Bedürfniss, jene

---

1) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. S. 346.
2) Garreau, Ann. sc. nat. 1851. 3. Serie. T. XV.

Frage für die speciell von mir studirten Erscheinungen zu beantworten, denn nur von dieser Antwort konnte eine tiefere Einsicht in die Mechanik dieser Vorgänge erwartet werden.

Ich glaube, dass es mir gelungen ist, eine, wenigstens in der Hauptsache befriedigende Antwort auf die gestellte Frage zu finden. Und da diese Antwort auf manche bisher völlig räthselhafte Erscheinungen ein unerwartetes Licht wirft, und voraussichtlich in vielen Richtungen zu experimentellen Forschungen Veranlassung geben kann, so möge es mir gestattet sein, sie hier mitzutheilen.

Es leuchtet ein, dass die Zelle keine Arbeitskraft aus Nichts hervorbringen kann; die osmotisch wirksamen Inhaltsstoffe stellen aber eine solche Kraft vor, und es fragt sich also, welches die Quelle dieser Kraft ist.

Nach dem oben Gesagten kann diese Quelle nur in der der Zelle zugeführten organischen Nahrung gesucht werden; aus ihr müssen also die osmotisch wirksamen Stoffe durch die Lebensthätigkeit des Protoplasma erzeugt werden. Als organische Nahrung fungirt hauptsächlich der Zucker (die Glucose), seine chemische Spannkraft kann, unter Mitwirkung des freien Sauerstoffes, leicht in andere Kraftformen umgesetzt werden.

Unsere Frage lässt sich also so zuspitzen: Welche Stoffe erzeugt das Protoplasma aus jenem Material, um dem Zellsafte seine Turgorkraft 1) zu geben?

Hierauf antworte ich: *Die Pflanzensäuren sind die Träger der Turgorkraft;* sie werden unter der Herrschaft des Protoplasma aus den aufgenommenen Nährstoffen und dem Sauerstoffe zu diesem Zwecke gebildet. Folgende Gründe lassen sich bereits jetzt für diese Meinung anführen.

1. Dass die Glucose selbst die Turgorkraft nicht liefern kann, habe ich bereits früher aus ihrer geringen Anziehung zu Wasser und der niedrigen Concentration des Zellsaftes junger kräftig turgescirender Zellen abgeleitet. Dasselbe gilt für alle übrigen Inhaltsstoffe mit geringer Anziehung zu Wasser 2).

2. Gewisse anorganische Salze des Zelleninhaltes zeichnen sich durch eine grosse Anziehungskraft für Wasser aus. So z. B. Kalisalpeter und Chlorkalium. Solche Salze müssen aber von den Zellen von ausserhalb aufgenommen, sie können nicht neu erzeugt werden.

---

1) Unter Turgorkraft verstehe ich die osmotische Kraft der lebenden Zelle.

2) Siehe oben S. 393.

Sie können sich also höchstens in untergeordneter Weise an der Turgorkraft betheiligen.

3. Die in den Pflanzen allgemein verbreiteten organischen Säuren und löslichen organisch-sauren Salze (vorwiegend die Kalisalze) zeichnen sich nach Graham's berühmten Untersuchungen über die Diffusion [1]) ebenso wie die oben genannten Salze in Hinsicht auf die Anziehungskraft für Wasser aus. Obgleich die chemische Natur der Pflanzensäuren nur in den wenigsten Fällen bekannt ist, darf man doch nach allen bisherigen Erfahrungen über das Verhalten der verschiedenen anorganischen und organischen Säuren bei der Diffusion mit Bestimmtheit schliessen, dass auch den Pflanzensäuren und manchen ihrer Salze eine sehr grosse Anziehungskraft für Wasser zukommt, und dass sie also bereits in sehr verdünnten Lösungen den Zellen eine bedeutende Turgorkraft werden mittheilen können.

4. Das Parenchym, welches bekanntlich im jungen Zustande gewöhnlich als Schwellgewebe fungirt, lässt ganz allgemein eine saure Reaction des Zellsaftes deutlich erkennen [2]), auch dann, wenn andere Theile des Pflanzenkörpers, wie das Phloëm [3]) oder gewisse Idioblasten [4]) einen alkalischen Saft führen. Es scheint, dass Aepfelsäure, der wohl immer etwas Citronensäure beigemengt ist, die allgemeinste Pflanzensäure im Parenchym ist. Ob die Säuren dort frei oder an Basen gebunden vorkommen, ist einstweilen gleichgültig. Das allgemeine Vorkommen der Pflanzensäuren und ihrer löslichen Salze, sowohl bei grünen als bei nicht grünen Pflanzen und in allen Organen, muss doch eine ganz bestimmte Bedeutung für das Leben der Pflanzen haben.

5. Die im Zellsaft vorkommenden Pflanzensäuren genügen dem von mir aufgestellten Satze, dass das Protoplasma für die den Turgor bedingenden Inhaltsstoffe nicht oder doch nur in sehr geringem Grade permeabel sein darf [5]). Nur wenn diese Bedingung erfüllt ist, kann nach meiner Ansicht ein im Zellsaft gelöster Stoff auf die Dauer wesentlich zur Erhöhung der Spannung zwischen Wand und Inhalt der Zelle beitragen. Dass aber das Protoplasma für Pflanzensäuren wenig oder gar nicht permeabel ist, geht u. A. aus ihrem

---

1) Graham, Philosophical Transactions. 1849, 1850, 1851.

2) Gaudichaud, Comptes rendus XXVII. Nr. 1—2; vergl. Bot. Ztg. 1848. S. 850.

3) Sachs, Berichte der k. sächs. Ges. 1860. I, II. S. 24.

4) Payen, Bot. Ztg. 1848. S. 849.

5) Siehe oben S. 86. Vergl. S. 383.

Verhalten zum Chlorophyll hervor. Denn die Pflanzensäuren haben die Eigenschaft, das Chlorophyll zu zerstören, dessen ungeachtet kommen sie oft in bedeutender Menge neben diesem Farbstoff in lebenden Blättern vor. Tödtet man die Blätter von *Oxalis Acetosella* in warmem Wasser, so erhält die Säure freien Zutritt zum Chlorophyll und die Blätter werden augenblicklich braun. In der lebenden Zelle wehrte also das Protoplasma der Säure den Zutritt zu den Chlorophyllkörnern [1]).

Bereitet man sich einen wässerigen Auszug der *Oxalis*-Blätter, und taucht man lebende Blätter anderer Pflanzen in diese hinein, so bleiben sie grün, taucht man aber vorher getödtete Blätter hinein, so verfärben sie sich augenblicklich. Das lebende Protoplasma ist also für die Säure impermeabel [2]). Dasselbe lehren uns die oben citirten Beobachtungen von Payen und Sachs über das Vorkommen saurer und alkalischer Zellen in dem nämlichen Gewebe.

6. Manche chemische Umsetzungen organischer Säuren hängen bekanntlich vom Licht ab; dieses eröffnet uns die Hoffnung, bei Reizwirkungen im Pflanzenreich, soweit sie Aenderungen des Turgors veranlassen, und durch die Bildung oder Vernichtung von Pflanzensäuren vermittelt werden, Ausgangspunkte für die Erforschung der Wirkungsweise der Reize, zunächst des Lichtes, ausfindig zu machen.

Die bis jetzt angeführten Argumente waren allgemeiner Natur; ich will jetzt noch einige besondere Erscheinungen besprechen, welche meiner Ansicht als Stütze dienen können.

7. Das Längenwachsthum jugendlicher Organe, z. B. der Sprosse und Wurzeln wird nach der Sachs'schen Theorie des Wachsthums durch die Turgorausdehnung der Zellen des Grundgewebes wesentlich beeinflusst. Es ist leicht zu beweisen, dass die dabei beobachteten Verhältnisse nur durch die Annahme einer stetigen Neubildung osmotisch wirksamer Inhaltsstoffe erklärt werden können. Und von den bis jetzt in solchen Zellen bekannten Verbindungen können offenbar nur die Pflanzensäuren diese Inhaltsstoffe sein.

8. In Keimpflanzen, welche in destillirtem Wasser gezogen werden, nimmt die Menge der anfangs vorhandenen anorganischen Bestandtheile nicht zu, die Concentration also fortwährend ab, während die gesammte Turgorkraft der Pflanze offenbar lange Zeit

---

1) Siehe S. 108. Aehnliches fanden Kraus und Andere bei mehreren anderen Pflanzen.

2) Zu derselben Folgerung gelangte Wiesner: Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. 1876. S. 11 ff.

zunimmt. Dieses beweist in sehr auffälliger Weise, dass die anorganischen Bestandtheile die Turgorkraft nicht liefern.

9. Wie ich in einer früheren Mittheilung dargethan habe[1]), bewirken Reize eine fast momentane sehr ausgiebige Production von osmotisch wirksamen Inhaltsstoffen in den Parenchymzellen der Ranken, und die Geschwindigkeit dieses Processes beweist meiner Ansicht nach vollkommen genügend, dass die betreffenden Stoffe nicht in jenem Augenblicke von aussen aufgenommen werden können, sondern dass sie durch Umwandlung bereits vorhandener Stoffe an Ort und Stelle gebildet werden müssen. Solches kann aber, unter den bis jetzt bekannten Inhaltsstoffen, nur mit den Pflanzensäuren der Fall sein.

10. Meine Ansicht gibt eine sehr einfache Erklärung der bis jetzt, so viel mir bekannt, unerklärten Erscheinungen der Nachwirkung, sowie überhaupt des Umstandes, dass die Processe, welche im Protoplasma vor sich gehend, Aenderungen des Turgors herbeiführen, von ihrem mechanischen Effecte zeitlich oft bedeutend getrennt sein können. Denn die Bildung einer gewissen Menge von Pflanzensäuren wird offenbar nur dann eine Erhöhung des Turgors thatsächlich herbeiführen, wenn die Bedingung der Anwesenheit des Wassers erfüllt ist. Ist kein Wasser vorhanden, so wird der mchanische Effect der Säurebildung nothwendigerweise unterbleiben; kann die Zufuhr nur langsam geschehen, so bleibt der sichtbare Effect bei dem inneren Vorgange zurück. Letzteres ist nachgewiesenermaassen der Fall bei der Nachwirkung der Ranken, und offenbar auch bei der geotropischen Nachwirkung. Die rasche Contraction der Wurzeln, wenn sie in Wasser gelegt werden, bietet ein Beispiel des ersteren Falles, denn offenbar sind die osmotisch wirksamen Stoffe bereits vorher gebildet, ihre Wirkung äussern sie aber erst, wenn den Zellen reichlich Wasser zugeführt wird[2]).

11. Endlich kann ich eine Beobachtung anführen, welche sich ganz direct auf die Bedeutung der Pflanzensäuren für das Wachsthum beziehen lässt. Wiesner fand, dass die im Finstern vergeilten Blätter vieler monocotyler Gewächse äusserst reich an organischen Säuren sind, sie röthen blaues Lackmuspapier sehr rasch, während die grünen Blätter solches kaum merklich thun[3]). Ich kann diese

1) Bot. Ztg. 1879. S. 830.

2) Ueber Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Wasseraufnahme. Bot. Ztg. 1879. S. 649.

3) Wiesner in Sitzber. d. k. Akademie d. Wiss. I. Abth. April-Heft. 1874. S. 49 des Separatabdr.

Beobachtung dahin vervollständigen, dass auch die Stengel etiolirter dicotyler Pflanzen sehr stark sauer sind; es gelang mir aber nicht, in den klein gebliebenen etiolirten Dicotylenblättern eine deutlich saure Reaction nach zuweisen. Diese Erfahrung wirft nun aber ein sehr merkwürdiges Licht auf die Erscheinungen des Etiolement. Die Pflanzensäuren, welche die Träger der Turgorkraft sind, entstehen in Stengeln und monocotylen Blättern im Dunkeln mehr als im Lichte, dementsprechend wachsen diese Organe im Dunkeln rascher als im Lichte. In den Dicotylenblättern aber, welche im Dunkeln weniger wachsen, ist die Bildung der Säuren nur unbedeutend.

Ich glaube also mit grosser Wahrscheinlichkeit folgende Sätze aufstellen zu können.

1. Die osmotisch wirksamen Stoffe, welche in Pflanzenzellen die Turgorkraft bedingen, sind vorwiegend die Pflanzensäuren. Sie üben diese Function theils im freien Zustande, theils als saure oder neutrale Salze aus.

2. Durch die Lebensthätigkeit des Protoplasma wird die chemische Spannkraft der Nährstoffe und des Sauerstoffes in die mechanische Spannkraft der Säuren umgesetzt; diese bedarf blos des Zutrittes von Wasser, um in lebendige Kraft überzugehen.

Es liessen sich aus der vorliegenden Litteratur wohl noch eine Reihe von Thatsachen anführen, welche sich nur durch diese Ansicht in befriedigender Weise erklären lassen. Ich unterlasse es aber, jetzt näher auf diese einzugehen, da ich gesonnen bin, die Rolle der Pflanzensäuren beim Turgor zum Gegenstand experimenteller Untersuchungen zu machen. Einstweilen hoffe ich durch die aufgestellten Sätze unseren Vorstellungen über die beim Turgor wirksamen Inhaltsstoffe, statt der bisherigen vagen Betrachtungen, eine scharfe und bestimmte Fassung gegeben, und über die bisher so dunkle Rolle der Pflanzensäuren eine Meinung geäussert zu haben, welche diese zu sehr vernachlässigten Stoffe wieder in das Gebiet der experimentellen Forschung hereinzuziehen verspricht.

(*Botanische Zeitung, 37. Jahrgang 1879 S. 847*).

OVER DE OORZAKEN VAN KROMMINGEN BIJ DEN GROEI VAN PLANTENDEELEN.

Over de wijze, waarop krommingen van groeiende plantendeelen tot stand komen, bestaan twee meeningen, die elk door verscheidene plantenphysiologen verdedigd worden. Volgens de eene meening zouden de uit- of inwendige oorzaken, die de krommingen ten gevolge hebben, rechtstreeks op den groei der celwanden inwerken, en dezen aan de convex wordende zijde versnellen, aan de andere zijde daarentegen vertragen. In de andere beschouwingswijze speelt de groei slechts een secundaire rol; volgens haar werken de krommingsoorzaken rechtstreeks in op de osmotische spanning tusschen den wand en den inhoud der cellen; een toeneming van deze spanning aan de convex wordende zijde zou de celwanden hier uitrekken en daardoor de kromming veroorzaken. Tegelijkertijd zou door deze uitrekking de groei der celwanden bevorderd worden. De argumenten, voor deze beide meeningen tot nu toe aangevoerd, berusten geheel op analogiën; zij zijn niet in staat om een der beide meeningen waarschijnlijker te maken dan de andere. Ik heb getracht, door proeven te beslissen, aan welke zijde de waarheid ligt. Daartoe heb ik van twee verschillende methoden gebruik gemaakt. De eerste methode berust op het feit, dat zoutoplossingen van niet te lage concentratie de osmotische spanning in levende plantencellen geheel opheffen, en de cellen dus even sterk verkorten als ze door deze spanning uitgerekt waren, zonder hare lengte door andere oorzaken op merkbare wijze te veranderen. Is dus de kromming een gevolg van een verandering in de spanning der celwanden, dan zal zij bij de behandeling der gekromde organen met de zoutoplossing verdwijnen; berust zij daarentegen op een verschil in groeisnelheid der convexe en concave zijde, dan zal zij bij die behandeling blijven. Mijne proeven leerden nu, dat de groeikrommingen na korten duur door de inwerking van zoutoplossing geheel opgeheven worden; hebben zij langer geduurd, zoo verdwijnen zij nog slechts ten deele; en na nog langeren duur ondergaan zij geen verandering meer. Dit geldt van alle onderzochte groeikrommingen van veelcellige organen, zoowel van die welke door uitwendige oorzaken (heliotropische,

geotropische en prikkel-bewegingen) als van die, welke door inwendige oorzaken (nutatiën en epinastische bewegingen) te voorschijn geroepen worden. Bij allen wordt dus eerst de osmotische spanning in de cellen zóódanig veranderd, dat de cellen der eene zijde zich meer, die der andere zijde minder verlengen dan zij onder gewone omstandigheden zouden doen; de hierdoor ontstane kromming wordt dan langzamerhand door den groei der celwanden gefixeerd.

Mijne proeven volgens de tweede methode werden uitsluitend met ranken, en voornamelijk met die van Sicyos angulatus genomen. Wanneer bij de prikkelbewegingen der ranken de prikkels daardoor werken, dat zij de osmotische kracht van de cellen der bovenzijde (die bij de kromming, gelijk bekend is, convex wordt) doen toenemen, dan moet de werkelijk plaats vindende beweging des te sneller geschieden, naarmate deze cellen gemakkelijker uit hare omgeving water kunnen opnemen. M. a. w. wanneer men een geprikkelde rank onder de luchtpomp met water injiciëert, dan moet, als de gemaakte veronderstelling juist is, hare beweging aanzienlijk versneld worden. De ervaring heeft de juistheid dezer conclusie aangetoond; terwijl niet geprikkelde ranken bij injectie recht blijven, neemt de kromming van geprikkelde steeds zeer aanzienlijk toe; zij maken terstond na het indringen van het water in de intercellulaire ruimten bewegingen, die met het oog gemakkelijk te volgen zijn, en rollen zich daarbij niet zelden in talrijke enge windingen op. In gunstige gevallen overtreffen deze bewegingen in snelheid alle tot nu toe waargenomen bewegingen van ranken verre.

Beide reeksen van proeven leiden dus tot de overtuiging, dat bij de groeikrommingen van veelcellige organen eerst de osmotische spanning der cellen veranderd wordt, en dat de verandering van de groeisnelheid der celwanden als een verschijnsel van secundairen aard moet beschouwd worden.

Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, 29 November 1879).

OVER DE BEWEGINGEN DER RANKEN VAN SICYOS.

Groeiende plantendeelen kunnen zich, gelijk bekend is, onder den invloed van verschillende krachten buigen. Deze krachten zijn ten deele inwendige, en berusten dan meestal op een verschillende organisatie van verschillende zijden van het orgaan; ten deele zijn zij uitwendige, in welk geval zij als prikkels werken, die in de plant voorhandene spankrachten in levende kracht omzetten. Als zulke prikkels kent men vooral de zwaartekracht, het licht, en de aanraking met vaste lichamen. De eerste veroorzaakt de geotropische, de tweede de heliotropische, de laatste de eigenlijke prikkelbewegingen. De door inwendige krachten veroorzaakte buigingen dragen den naam van nutatiën, en worden bij bilaterale organen in epinastische en hyponastische onderscheiden.

Al deze bewegingen zijn verschijnselen van groei, gelijk het eerste voor de geotropische en heliotropische door Sachs in zijn *Handbuch der Experimental-physiologie* bewezen werd. Deze geleerde toonde aan, dat niet, gelijk men toenmaals meende, een eenvoudige verandering der weefselspanning de oorzaak der kromming is, maar dat daarbij steeds de convex wordende zijde sterker in de lengte groeit dan de tegenoverliggende. Uitgaande van deze waarnemingen, beschouwde hij ook de overige, hierboven genoemde bewegingen, zoover ze in groeiende organen plaats vinden, als door verschillende groeisnelheid aan de verschillende zijden veroorzaakt.

Later stelde Sachs zijne bekende theorie omtrent den groei van plantencellen op, volgens welke de snelheid, waarmede nieuwe moleculen celstof tusschen de reeds bestaande afgezet worden, in de eerste plaats afhangt van de uitrekking, die de celwand door den inhoud ondervindt. De inhoud neemt door osmose water uit zijne omgeving op en zet zich daardoor uit; tengevolge hiervan wordt de celwand uitgerekt en gespannen. Deze spanning tusschen wand en inhoud draagt den naam van turgor. De belangrijkheid van dezen turgor voor den groei blijkt o. a. uit zijn algemeen voorkomen in groeiende organen en cellen en uit het feit, dat snelgroeiende plantendeelen in den regel een aanzienlijker turgoruitrekking vertoonen dan langzaam groeiende.

Uit deze theorie mocht met waarschijnlijkheid het vermoeden afgeleid worden, dat ook bij de groeikrommingen de turgor een belangrijke rol zou spelen. Reeds vroeger had Dutrochet de meening geuit, dat de osmotische spanning der cellen een der voornaamste factoren der bedoelde verschijnselen was, maar zijne beschouwingen waren door verschillende omstandigheiden langzamerhand op den achtergrond geraakt.

Een vernieuwd onderzoek omtrent de rol van den turgor bij de groeikrommingen was dus noodzakelijk, vooral ook, omdat uit de theorie van Sachs geenszins met zekerheid kon worden afgeleid, of de uitwendige krommingsoorzaken rechtstreeks, dan wel indirect, door bemiddeling van den turgor, op den groei inwerken [1]).

Voor zulk een onderzoek ontbrak echter eene methode, daar het niet mogelijk was, het aandeel van den turgor en dat van den groei aan eene kromming experimenteel van elkander te onderscheiden. Vandaar dat men trachtte langs omwegen, door vergelijking met andere bewegingsverschijnselen, het doel te bereiken. Men heeft getracht, de krommingen van veelcellige groeiende organen (want alleen van dezulken is hier sprake), uit de overeenkomstige verschijnselen te verklaren, die bij eencellige organen waren waargenomen. Anderen hebben gemeend, een beter punt van vergelijking in veelcellige, volwassen bladgewrichten te vinden, daar deze door dezelfde uitwendige krachten tot overeenkomstige bewegingen geprikkeld worden. In het eerste dezer beide gevallen berusten de buigingen alleen op ongelijk sterken groei, in het laatste alleen op een verschil in turgor van de beide tegenoverliggende zijden. In ons geval echter, de bewegingen van veelcellige groeiende organen, mag men aannemen, dat zoowel de groei als de turgor een aandeel aan de kromming hebben. Welk echter dit aandeel is, kon vooralsnog langs experimenteelen weg niet worden uitgemaakt.

Ten einde deze belangrijke vraag tot een beslissing te brengen, heb ik allereerst een methode uitgewerkt, die aan den zooeven gestelden eisch voldeed en een empirische bepaling van het aandeel van turgor en groei aan een groeiverschijnsel mogelijk maakte. Deze methode berust op de rol van het protoplasma bij den turgor, en bestaat in hoofdzaak in de aanwending van zoutoplossingen van zoodanige concentratie, dat het protoplasma der cellen daarin, ten minste plaatselijk, den celwand loslaat. In dit geval toch kan in een cel geen spanning tusschen wand en inhoud meer bestaan. Daarom

---

1) Vergelijk Sachs *Lehrbuch der Botanik*, 4 Ed. p. 815.

heb ik deze methode met den naam van plasmolytische methode bestempeld.

Volgens haar heb ik nu in den afgeloopen zomer verschillende bewegingen van groeiende, veelcellige organen onderzocht, en nagegaan welk aandeel daarbij aan den turgor, en welk aan den groei moest worden toegeschreven. De uitkomsten van dit onderzoek wensch ik in dit opstel mede te deelen.

Onder de beweging van groeiende plantendeelen behooren ongetwijfeld die der ranken tot de snelsten, en geen andere overtreft die der ranken van Sicyos angulatus, van welke Asa Gray reeds vóór bijna twintig jaren mededeelde, dat men de krommingen met het oog kan volgen. Het is daarom dat ik voornamelijk deze ranken voor mijn onderzoek gebruikt heb. Volgens de beschouwingen van Sachs toch, mocht ik verwachten, dat bij zulke snelle bewegingen, die met een snellen groei gepaard gaan, ook de turgor zeer aanzienlijk is, en dat het dus hier, gemakkelijker dan in andere gevallen, zou gelukken, het aandeel van turgor en groei aan de bewegingen experimenteel te scheiden. Dit vermoeden heeft zich dan ook volkomen bevestigd. En toen eenmaal een inzicht in de rol van turgor en groei bij deze bewegingen verkregen was, was het niet moeilijk, de genomen proeven ook met andere plantendeelen, en met door andere prikkels veroorzaakte bewegingen te herhalen; het bleek, dat bij al de in het begin genoemde verschijnselen het aandeel van turgor en groei aan de kromming door dezelfde wet beheerscht wordt.

Overeenkomstig met dezen gang van mijn onderzoek, wensch ik in dit opstel achtereenvolgens de volgende punten te behandelen:

1°. de vroegere onderzoekingen over groeikrommingen,
2°. de plasmolytische methode,
3°. de bewegingen der ranken van Sicyos angulatus,
4°. de bewegingen van andere ranken,
5°. sommige geotropische, heliotropische, nuteerende en epinastische bewegingen.

Ik mag deze inleiding niet sluiten, zonder een woord van oprechten dank te richten tot de Heeren Ch. Darwin en Asa Gray. Toen Darwin de tweede editie zijner „Climbing plants" uitgaf, maakte hij mij op de snelle bewegingen van sommige ranken, en op de byzondere geschiktheid van deze voor eene beantwoording der reeds

meermaals genoemde vraag opmerkzaam, en beval mij aan, vooral zulke ranken voor mijn onderzoek te gebruiken. Asa Gray had de goedheid, mij zaden van Sicyos angulatus te zenden, daar deze, volgens zijne vroegere waarnemingen, de snelste bewegingen van ranken vertoonen; de planten, uit zijne zaden gewonnen, leverden mij het geheele materiaal voor het eerste gedeelte mijner onderzoeking. De lezer moge uit de lectuur van mijn opstel zelf beoordeelen, welke redenen tot dankbaarheid ik voor den raad en de hulp der beide genoemde geleerden heb.

I. *De vroegere onderzoekingen over groeikrommingen.*

Het is geenszins mijn voornemen, hier een uitvoerig historisch overzicht over alle onderzoekingen te geven, die tot onze kennis der groeikrommingen hebben bijgedragen.

Veel minder is het mijn plan, de theoretische beschouwingen over de oorzaken dezer krommingen kritisch te behandelen; deze beschouwingen toch, door tal van onderzoekers, en dikwerf met een zeer onvoldoend materiaal van empirische feiten aangesteld, loopen zóó zeer uiteen, en zijn in den regel zoodanig met elkander in tegenspraak, dat slechts een zeer uitvoerige behandeling van het vóór en tegen van alle meeningen eenig nut zou kunnen hebben. Al deze beschouwingen hebben zoo goed als geen invloed op mijn experimenteele onderzoekingen gehad, daar ik van den beginne af een geheel anderen weg heb ingeslagen. Ik beperk mij daarom tot de bespreking van proeven en ervaringen, en behandel onder deze alleen diegene, die tot de door mij te behandelen vraag naar het aandeel van turgor en groei in een meer rechtstreeksch verband staan. Ik begin met Dutrochet, wiens ontdekking der osmose hem de aanleiding gaf om te onderzoeken, in hoeverre ook bij deze verschijnselen osmotische werkingen in het spel zijn [1]). Hij vond, dat in organen, die het vermogen bezitten, zich onder den invloed van zwaartekracht of licht te krommen, steeds een spanning tusschen de verschillende weefsels bestaat, en dat deze spanning op de osmotische werking van de cellen van het parenchym berust. Splitste hij een jongen stengel overlangs in twee helften, dan kromde deze zich terstond met de epidermis concaaf. Door opneming van water

---

1) Dutrochet, *Mémoires*, Edition Bruxelles 1837, p. 296 et 324.

werd deze kromming aanzienlijk versterkt, door den invloed van suikerwater echter verminderd of zelfs in de tegenovergestelde overgevoerd; de weefselspanning berustte dus op „osmose implétive" der parenchymcellen.

Om nu na te gaan, of bij de krommingen onder den invloed van de zwaartekracht deze weefselspanning veranderde, liet hij jonge stengels zich buigen, en splitste ze daarna in twee helften. De concave helft kromde zich sterker, de convexe ontkromde zich min of meer, en werd zelfs in vele gevallen weer recht. Dutrochet vatte de beteekenis dezer waarneming zoo op, dat de concave zijde haar normale streven om zich te krommen behield, terwijl de convex wordende zijde dit streven verloor; tengevolge daarvan werd zij „courbée en dedans malgré elle."

Opheffing of vermindering der spanning in de onderhelft was dus de werking van de zwaartekracht, en deze verandering kon slechts door een vermindering van de osmotische kracht der parenchymcellen bewerkt worden. Dutrochet nam daarom aan, dat de „sève lymphatique extérieure aux cellules" in de onderzijde in dichtheid toenam; dit zou natuurlijk eén geringere osmose implétive aan die zijde tengevolge hebben, en zoodoende het verschijnsel geheel kunnen verklaren.

Volgens dezelfde beginselen trachtte Dutrochet ook de heliotropische bewegingen van stengels, alsmede beide soorten van bewegingen bij wortels, te verklaren. Bij wortels, in welke de weefselspanning juist omgekeerd is als in stengels, is de convex wordende bovenkant de actieve; zij volgt haar normale streven, terwijl de onderkant, resp. de schaduwzijde, passief gebogen wordt.

De ontdekking van het verband tusschen de uitzetting der parenchymcellen door opneming van water, de weefselspanning en de krommingen van jeugdige plantendeelen, was een belangrijke en blijvende aanwinst voor de wetenschap. Maar de bizonderheden van Dutrochet's theorie waren niet boven alle kritiek verheven, en van daar dat zijn leer nooit dien invloed verkregen heeft, dien zij verdiende. In twee opzichten vooral was zijn voorstelling gebrekkig. Hij nam aan, dat steeds slechts de eene zijde actief de kromming bewerkte, terwijl de andere passief werd medegetrokken, deze meening werd later door Sachs experimenteel weerlegd, toen hij aantoonde, dat beide helften, elk voor zich, zich onder den invloed van de zwaartekracht opwaarts trachten te buigen 1). In

1) Sachs *Flora*, 1873, No. 21.

de tweede plaats nam hij een vermindering van de osmotische werkzaamheid van de cellen der convex wordende zijde aan; wij zullen in het experimenteele gedeelte van dit onderzoek zien, dat de uitzettende kracht der parenchymcellen aan deze zijde juist toeneemt, en dat juist daardoor de kromming veroorzaakt wordt.

De resultaten van Dutrochet vonden bij Hofmeister tendeele erkenning, ten deele tegenspraak 1). Deze onderzoeker bevestigde, hetgeen Dutrochet omtrent de betrekking tusschen de buigingen van jonge plantendeelen en de weefselspanning geleerd had, maar verklaarde zich tegen zijne meening dat de oorzaak der spanning in een osmotische werking der celinhouden moet gezocht worden. Hij meende deze oorzaak in veranderingen van den imbibitie-toestand der celwanden te vinden. Dit laatste punt kan geheel onafhankelijk van Hofmeister's werkelijke verdiensten omtrent de leer der groeikrommingen behandeld worden; wij zullen dit duidelijkheidshalve doen, en Hofmeister's imbibitie-leer tot het einde van onze bespreking uitstellen.

Hofmeister onderwierp de spanningen tusschen de verschillende weefsels van een orgaan aan een uitvoerig onderzoek, en hetgeen hij daaromtrent vaststelde vormt nog steeds de basis van onze kennis op dit gebied. Hij toonde aan, dat in jeugdige plantendeelen een spanning tusschen het parenchym eenerzijds, de vaatbundels en het huidweefsel anderzijds bestaat. Het parenchym tracht zich uit te zetten, de vaatbundel en het huidweefsel niet, of slechts weinig; de laatsten worden dus door het eerste passief uitgerekt. Door hunne elastische spanning, werken zij echter de uitzetting van het parenchym tegen. Deze spanning ontwikkelt zich in de jeugd van een orgaan slechts langzaam, en verdwijnt weer, als het den volwassen toestand bereikt.

Omtrent de geotropische en heliotropische bewegingen leerde Hofmeister, dat zij aan de aanwezigheid van een krachtige weefselspanning gebonden zijn. Ten minste de negatief-geotropische en de positief-heliotropische. De positief-geotropische krommingen daarentegen vinden volgens Hofmeister in organen zonder of met zeer geringe weefselspanning plaats; doch zijne beschouwingen omtrent deze waren in vele opzichten onvoldoende.

Verder toonde Hofmeister aan, dat de geotropische en heliotropische bewegingen van stengels en bladstelen met een aanzienlijke

1) Hofmeister. *Ueber die durch Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheilen,* Berichte der k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860.

krachtsontwikkeling gepaard gaan, en dat daarbij zoowel de convexe, als ook de concave zijde in lengte toenemen.

Minder gelukkig was hij in zijn pogingen, om de mechanica der opwaartskromming aan het licht te brengen. Hij meende, dat slechts twee oorzaken daarvoor denkbaar waren, n.l. een toeneming van het uitzettingsstreven van het parenchym der onderzijde, of een vermindering der elasticiteit, verbonden met toeneming der rekbaarheid van de passieve weefsels dier zijde. Zijne proeven leidden hem er toe, de laatstgenoemde mogelijkheid voor de ware oorzaak aan te zien.

Het gestelde alternatief omvatte niet alle mogelijke oorzaken, en zijne proeven waren niet vrij van bedenkingen. Wat het eerste betreft, was het evengoed denkbaar, dat de kromming door een toeneming van de groeisnelheid aan de onderzijde werd veroorzaakt, een omstandigheid waarop wij weldra terugkomen. Van zijne weinig talrijke proeven citeer ik de volgende [1]). „Entfernt man Epidermis, Rinde und Holz von einem aufwärtsgekrümmten Spross mit geringer Rindenentwickelung, so richtet sich der entblösste Markcylinder grade." Hierin ziet Hofmeister het bewijs, dat het merg, hetwelk het voornaamste deel van het zich uitzettende weefsel is, geen actief aandeel aan de kromming neemt. Deze conclusie is later door proeven van Sachs bevestigd, die aantoonde dat rechte, van de omgevende weefsels bevrijde mergcylinders zich niet opwaarts krommen, als men ze horizontaal legt. Maar de verdere conclusie van Hofmeister, dat dus de vaatbundels en de epidermis der onderzijde rekbaarder geworden moeten zijn, is om vele redenen niet gerechtvaardigd, o.a. omdat de weggenomen schorsstrooken ook het buitenste gedeelte van het actief zich uitzettende parenchym bevatten.

Dat in het merg de oorzaak der kromming niet moet gezocht worden, daarvoor pleiten, behalve de genoemde proeven van Hofmeister en Sachs, nog verschillende andere feiten. Ten eerste de omstandigheid, dat het merg het centrum van den zich krommenden tak inneemt; de lengte-verandering van het merg zal dus bij een passieve buiging veel geringer zijn dan die van de schors der concave en der convexe zijde; omgekeerd, zullen krommende krachten nergens ongunstiger kunnen worden aangebracht dan juist in het merg. Daarom mag het reeds a priori als waarschijnlijk beschouwd worden, dat de oorzaak der kromming in de peripherische weefsels

---

1) l. c. p. 286.

zetelt. Hiervoor pleit hetgeen wij omtrent den zetel der geotropische kracht in de knoopen der grassen en in wortels weten. Bij de eersten toch is alleen de peripherie, de bladscheede, actief: de stengel, die het centrum van het gewricht inneemt, is geheel, of zoo goed als geheel passief. Evenzoo is bij de wortels de vaatbundel, die zich bij de geotropische kromming passief gedraagt, in het midden gelegen, het parenchym, dat daarbij een actieve rol speelt, aan den omtrek. Het zou niet moeilijk zijn, dezen regel door meer voorbeelden te staven.

Men kan zich door een zeer eenvoudige proef gemakkelijk overtuigen, dat ook bij stengeldeelen het centrale merg voor de geotropische krommingen niet noodig is. Hiertoe neemt men dikke jonge stengels van Nicotiana Tabacum of Helianthus annuus en boort met een kurkboor voorzichtig het centrale merg er uit. Dit verlengt zich daarbij zeer fraai. De uitgeholde stengelstukken worden nu in een zinken bak op nat zand gelegd, en de ondereinden met nat zand bedekt, waarop de bak gesloten wordt om de ruimte vochtig en donker te houden. Den volgenden dag ziet men de uitgeholde stengels alle geotropisch gekromd, sommige sterker, andere zwakker. Zoo toebereide stengels gedragen zich dus als holle stengels van andere planten.

In elk geval zal men dus de oorzaak der geotropische kromming in de peripherische weefsels moeten zoeken. Daar deze nu zoowel actief parenchym, als passief gespannen vaatbundels en huidweefsel bevatten, voert Hofmeister's proef niet tot een beslissend antwoord op de door hem gestelde vraag.

Ik heb de behandeling van het boven aangehaalde verschilpunt tusschen Hofmeister en Dutrochet tot nu toe verschoven, daar het, hoewel een zeer belangrijk punt in Hofmeister's theorie, toch feitelijk van zijn overige waarnemingen min of meer onafhankelijk is.

Hofmeister sneed uit jeugdige organen overlangsche sneden, die zoo dun waren, dat alle of bijna alle cellen er in door het mes geopend waren, en nam waar, dat ook in zulke fijne sneden nog spanningen tusschen de ongelijknamige weefsels bestonden. Hij scheurde den buitenwand der epidermis van bladen af; deze rolt zich daarbij met den buitenkant concaaf op, ofschoon alle cellen geopend zijn. Het feit dat ook de celwanden, onafhankelijk van den turgor spanningen vertoonen, was dus onloochenbaar. Maar de conclusie, die Hofmeister hieruit afleidde, dat de weefselspanning alleen op deze spanningen zou berusten, en dat de osmotische wateropneming der parenchymcellen daarbij geen rol zou spelen, was, ge-

lijk men thans gemakkelijk inziet, ongerechtvaardigd. De indentiteit der celwandspanningen met de weefselspanning was niet bewezen, en vooral was het een willekeurige aanneming, dat de intensiteit van beide spanningen gelijk zou zijn.

De door Hofmeister aangewende methode der fijne doorsneden laat niet toe, deze vragen met zekerheid te beantwoorden; door middel van de plasmolytische methode is dit echter zeer gemakkelijk. Splijt men jonge, snelgroeiende stengeltoppen overlangs in vier deelen, zoodat deze uitéénwijken, en brengt men ze nu b. v. in een keukenzout-oplossing van 20 pCt., dan ziet men terstond de krommingen geringer worden. Ja, in het jongste gedeelte keeren zij om; de eerst concave epidermis wordt convex. In het oudere gedeelte blijft de epidermis aan de concave, het merg aan de convexe zijde. Deze waarnemingen, die ik o. a. met jonge bloemstelen van Cephalaria leucantha deed, toonen aan dat er, als de spanning tusschen wand en inhoud in alle cellen opgeheven is, nog spanningen tusschen verschillende weefsels bestaan. Deze spanningen zijn in het jongste deel tegengesteld, in het oudere, nog groeiende deel in denzelfden zin als in de turgescente plant [1]). Beslissender nog dan deze feiten is de omstandigheid, dat groeiende organen door de aanwending van zoutoplossingen merkbaar slapper worden, iets, wat met volwassen organen niet meer het geval is. Dit gemakkelijk waarneembare feit bewijst volkomen, dat in jeugdige plantendeelen de turgor een belangrijk aandeel aan de stijfheid en dus ook aan de weefselspanning heeft, terwijl dit in oudere deelen, die, gelijk men weet, gewoonlijk geen weefselspanning bezitten, niet meer het geval is.

Ten opzichte van de rol van den turgor bij de weefselspanning, had dus Dutrochet gelijk, en Hofmeister ongelijk.

Weinige jaren na het bekend worden van Hofmeister's onderzoekingen, gaf Sachs van deze in zijn *Handbuch der Experimental-*

1) Uit deze proeven volgt tevens de volgende, voor een juist inzicht in de oorzaken van den lengtegroei belangrijke conclusie, dat n.l. in het jongere, het snelste zich verlengende deel van een groeienden stengeltop, het merg niet sneller groeit dan de vaatbundels en de schors, maar zich alleen door wateropneming sterker tracht te verlengen. Het groeit daarbij zelfs langzamer. Eerst na de overschrijding van het maximum der groote periode, wordt de groei in het merg sneller dan in de overige weefsels. Onder groei versta ik hier natuurlijk slechts zulke veranderingen, die niet door plasmolyse opgeheven kunnen worden. Het komt mij voor, dat een nader onderzoek dezer quaestie belangrijke resultaten voor de leer van den groei belooft.

physiologie een overzicht, dat in helderheid alle vroegere behandelingen van dit thema verre overtrof. Hierbij kwam hij op het denkbeeld, dat niet een toeneming in rekbaarheid, maar een eenzijdige versnelling van den groei der passief uitgerekte weefsels de oorzaak der geotropische en heliotropische krommingen mocht zijn. Een reeks van proeven, door hem genomen, toonde aan, dat werkelijk, bij geotropische en heliotropische buigingen van stengeldeelen, de weefsels der convexe zijde zich blijvend sterker verlengen dan die der concave zijde, en dus sneller in de lengte groeien dan deze.

Sachs begreep terstond het belang van dit feit, en trok er de algemeene conclusie uit, dat niet alleen de geotropische en heliotropische krommingen, maar ook de bewegingen der ranken, de nutatiën van vele stengels, het slingeren, en de bewegingen door welke jonge bladen en zijtakken hun normale richting innemen, op dezelfde oorzaak berusten moesten. Allen zijn volgens hem verschijnselen van groei; bij allen groeit de convex wordende zijde sneller dan de tegenovergestelde. In dit verschil in groeisnelheid ziet Sachs de oorzaak der kromming.

Het spreekt van zelf, dat hierdoor nog geenszins de vraag beslist was, of de prikkels, die de kromming bewerken, rechtstreeks, dan wel indirect op den groei door intussusceptie inwerken. Deze vraag kon zich bij de toenmaals heerschende beschouwingen nog ternauwernood aan den onderzoeker voordoen; zij ontstond eerst vele jaren later, toen Sachs' theorie van den groei een helder inzicht in de betrekking tusschen turgor en intussusceptie bij den groei der plantendeelen had gegeven [1]).

Hetgeen Sachs later voor de kennis van het aandeel van turgor en groei bij de krommingen van groeiende plantendeelen gedaan heeft, bestaat eensdeels in de nauwkeurige studie van de veranderingen van den groei bij deze krommingen, anderdeels in zijne studiën omtrent de rol van den turgor bij den groei in het algemeen. Deze beide richtingen van zijn onderzoek wensch ik achtereenvolgens te behandelen.

Allereerst toonde Sachs aan [2]), dat bij takken, die horizontaal gelegd zijn en zich onder de inwerking der zwaartekracht omhoog krommen, de convexe zijde sterker en de concave zijde minder sterk groeit dan bij takken, die onder overigens gelijke omstan-

---

1) Zie b.v. Sachs *Lehrbuch d. Bot.* p. 813, 2 Alin., laatste zin.

2) Sachs, *Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontalgelegter sich aufwärtskrümmender Sprosse,* Arb. d. Würzb. Instit. 1872 Heft II. p. 103.

digheden in vertikalen stand onderzocht worden. Bij de knoopen van grassen is dit verschil zeer aanzienlijk; bij normalen stand is de groei aan alle zijden zeer gering, bij horizontalen stand is de verlenging aan de onderzijde uiterst sterk, terwijl de bovenzijde zich in den regel verkort. De toeneming in groeisnelheid aan de onderzijde geschiedt dan in beide gevallen, ten minste voor een deel, ten koste van de bovenzijde. Geheel overeenkomstige verschijnselen ontdekte ik korten tijd daarna bij de krommingen der ranken[1]).

Daarna onderzocht Sachs de geotropische krommingen der wortels, en leerde de veranderingen van de groeisnelheid der verschillende zijden bij deze verschijnselen in een uitvoerige monographie nauwkeurig kennen[2]).

Evenzoo onderzocht hij den vorm der kromming van geotropisch zich oprichtende stengels, en de veranderingen die de groei der concave en convexe zijde daarbij ondergaat[3]).

Een uitvoerige en kritische behandeling van alle groeikrommingen gaf Sachs in de 3de Editie van zijn Lehrbuch der Botanik (1873), ten deele volgens de onderzoekingen van anderen, grootendeels volgens eigen waarnemingen. Hierbij bleek vooral de groote overeenkomst en innige samenhang, die er tusschen al deze verschijnselen bestaat: een overeenkomst, die op een afhankelijkheid van al deze zoo zeer uiteenloopende verschijnselen van dezelfde algemeene wetten wijst. De kennis van dezen samenhang meen ik als het belangrijkste algemeene resultaat van Sachs' onderzoekingen op dit gebied te mogen beschouwen; in het laatste hoofdstuk van dit opstel zal men zien, dat deze kennis van groot belang voor mijn eigen onderzoekingen geweest is.

Het uitvoerigst werd deze overeenkomst door Sachs in zijn reeds genoemde verhandelingen voor de negatief geotropische kromming van stengels en de positief geotropische beweging van wortels bestudeerd. Sachs zegt daaromtrent: „Als hoofdresultaat van mijne onderzoekingen beschouw ik vooral dit, dat de verschijnselen bij de geotropische opwaartskromming in alle hoofdzaken dezelfde zijn, maar in tegenovergestelde richting optreden als bij de geotropische afwaartskromming, en dat dus de mechanische verklaring voor beiden noodzakelijk dezelfde zijn moet." Hiermede ver-

1) Zie hiervoor p. 207.
2) Arb. d. bot. Inst. in Würzb. Heft III, p. 385 en Heft IV, 1871, p. 584.
3) Sachs, *Flora* 1873, No. 21.

vielen terstond de oudere verklaringen van Hofmeister en Knight 1).

Dat deze overeenkomst ook voor de heliotropische krommingen gold, bleek uit een uitvoerige studie dezer verschijnselen, van welker resultaten H. Müller Thurgau in Flora 1876 No. 59 een kort overzicht gaf.

Het zou mij te ver voeren, wilde ik al de détails der onderzoekingen van Sachs en Müller, alsmede die van anderen, die de medegedeelde conclusie voor andere gevallen bevestigen, uitvoerig mededeelen; dit is echter ook geenszins voor mijn doel noodzakelijk.

Liever ga ik over tot Sachs' theorie van den groei. Deze werd door den beroemden onderzoeker in 1873 in de derde editie van zijn leerboek ontwikkeld. Steunende op een rijken schat van ervaringen, deels door een kritische studie, aan de oudere literatuur ontleend, deels door tal van nieuwe onderzoekingen, door hemzelven en zijne leerlingen verkregen, wees Sachs op de rol, die de turgor bij de verschijnselen van groei speelt. De betrekking tusschen de osmotische wateropneming der cellen en den groei was sedert Dutrochet's publicatiën geheel vergeten geraakt; thans herleefde zij, om een der hechtste grondslagen van de theorie van den groei te vormen.

Sachs toonde aan, dat in groeiende weefsels de celwanden door den inhoud der cellen gespannen en uitgerekt zijn, en dat deze uitrekking in de oudere, volwassen deelen ophoudt. In snel groeiende organen is deze uitrekking aanzienlijk, in langzaam groeiende is zij geringer. Deze uitrekking der celwanden moet noodzakelijk de afzetting van nieuwe celstofmoleculen tusschen de reeds bestaande versnellen, en dus den groei door intussusceptie doen toenemen. Als een sprekend bewijs voor zijne leer, voerde Sachs aan, dat verwelkte plantendeelen niet groeien, voor en aleer de turgor weer door opneming van water hersteld is. Als verdere bewijzen moge nog aangevoerd worden, dat in de partiaalzonen van een groeienden stengeltop de groeisnelheid met de turgoruitrekking gelijken tred houdt, en evenals deze eerst toeneemt, dan een maximum bereikt, om daarna allengs af te nemen, terwijl beiden eindelijk tegelijkertijd ophouden 2); verder, dat door verdunde zoutoplossingen zoowel de turgor-uitrekking als ook de groeisnelheid verminderd wordt, terwijl sterkere zoutoplossingen beiden ophef-

---

1) Sachs, *Lehrbuch d. Botanik*, 4e Aufl. S. 825.

2) Zie p. 271 en p. 357.

fen.[1]). Tal van andere feiten kunnen nog als bewijzen voor de theorie van Sachs aangevoerd worden.

Deze theorie deed nu als van zelf de vraag ontstaan, of de snellere groei aan de convexe zijde van zich krommende organen op dezelfde wijze van den turgor zou afhangen, als de groei dier organen in het algemeen. Het lag voor de hand, deze vraag bevestigend te beantwoorden, en aan te nemen dat de turgor aan den convexen kant onder den invloed der prikkels zou toenemen, en zoodoende aldaar een versnelling van den groei zou bewerken.

Doch, hoe waarschijnlijk deze conclusie ook was, men bezat geen middel om de vraag empirisch te beantwoorden, en de vergelijking met andere, overeenkomstige bewegingsverschijnselen kon slechts tot zeer onvolledige vergelijkingen, en volstrekt niet tot eenige zekerheid leiden.

Als punten van vergelijking kozen verschillende onderzoekers geheel verschillende verschijnselen. Onder deze verdienen vooral de geotropische krommingen der eencellige organen eenerzijds, en de periodische bewegingen van volwassen bladgewrichten anderzijds vermeld te worden. Het zou mij te ver voeren, alle schrijvers te citeeren, die hun meening in deze quaestie hebben uitgesproken; het zal voldoende zijn, mij tot de twee voornaamste vertegenwoordigers der aangegeven standpunten te beperken.

Sachs koos als punt van vergelijking de geotropische en heliotropische bewegingen van eencellige organen. In deze is de spanning tusschen inhoud en wand klaarblijkelijk overal dezelfde, een verandering van den turgor kan dus nooit kromming veroorzaken. Deze kan slechts door verandering van de rekbaarheid of van den groei van een der beide zijden tot stand komen. Daar nu Sachs aangetoond had, dat de geotropische kromming van stengels niet op een verandering der rekbaarheid, maar op een toeneming van den groei der onderzijde berust, zoo nam hij aan, dat ook bij eencellige organen de groeisnelheid van den convex wordenden kant toenam. Niet de turgor, maar de groei werd dus door de krommingsoorzaak veranderd. Deze voorstelling droeg Sachs op de geotropische bewegingen van stengels en wortels over. Ook hier werkt volgens hem de prikkel niet op den turgor, maar op den groei.

Tegen de uitbreiding zijner zienswijze op veelcellige organen is echter in te brengen, dat, terwijl bij eencellige organen de tur-

---

1) Zie p. 413—420.

gor noodzakelijk overal dezelfde is en noodzakelijk gelijktijdig overal dezelfde veranderingen ondergaat, dit bij veelcellige plantendeelen geenszins het geval is. De turgor is hier in de verschillende ongelijknamige weefsel volstrekt niet even groot; zij kan in het eene weefsel zeer goed onafhankelijk van het andere veranderen.

De periodieke bewegingen van volwassen bladgewrichten leverden aan Pfeffer het steunpunt voor zijn beschouwingswijze. In zijn opstel over periodieke bewegingen van bladachtige organen [1]) onderzocht hij zoowel de bewegingen van volwassen, als die van nog groeiende organen. Het onderscheid tusschen deze beide bewegingen was nog kort te voren door Sachs in zijn Lehrbuch der Botanik [2]) op heldere wijze uiteengezet, de argumenten welke de noodzakelijkheid van deze onderscheiding aantoonden uitvoerig besproken en in het licht gesteld, dat de reeds bekende verschijnselen tusschen beide groepen van bewegingen zulke ingrijpende verschillen hadden leeren kennen, dat een afzonderlijke behandeling van beiden volstrekt noodzakelijk was om tot een juist inzicht te geraken in de processen die in de cellen plaats vinden, en de uitwendig zichtbare bewegingen veroorzaken. Niet ten voordeele van de helderheid zijner verhandeling, verwarde Pfeffer deze beide groepen weer met elkander en beschouwde ze als tot hetzelfde type te behooren, en slechts in ondergeschikte opzichten te verschillen. Voor zijne zienswijze voert hij aan, dat bladgewrichten dezelfde bewegingen, die zij in volwassen toestand volvoeren, ook reeds maken als ze nog groeien, en dat dezelfde prikkels dikwerf in groeiende en in volwassen organen overeenkomstige bewegingen veroorzaken. Het eerste feit pleit hoogstens tegen de door Sachs gekozen benamingen, niet tegen de juistheid der onderscheiding; maar Sachs zelf had er reeds op gewezen, dat niet alle bewegingen van volwassen organen tot deze categorie behooren [3]); omgekeerd spreekt het van zelf, dat deze bewegingen niet volstrekt tot den volwassen toestand van de organen die ze uitvoeren beperkt behoeven te zijn. Het tweede feit constateert slechts een uitwendige overeenkomst; het is niet in te zien, waarom verschillende planten niet door zeer verschillende processen onder dezelfde uitwendige omstandigheden hetzelfde doel zouden

1) Pfeffer, *Die periodischen Bewegungen der Blattorgane,* Leipzig 1875.

2) 4 Ed. 1874 p. 846, 850 vlg.

3) Zoo bijv. de geotropische kromming der bladgewrichten van Phaseolus (Sachs *Lehrbuch,* p. 823), waarop ik weldra terugkom.

kunnen bereiken. De door Pfeffer aangevoerde argumenten wettigen dus zijne meening omtrent de groote overeenkomst van beide soorten van verschijnselen geenszins 1).

De aangenomen overeenkomst nu leidde Pfeffer van zelf tot een bepaalde voorstelling over de oorzaak dier periodische bewegingen, welke als verschijnselen van groei bekend waren. In de volwassen organen toch berust de beweging, gelijk uit de onderzoekingen van Sachs en anderen bekend was, op verandering van den turgor; volgens de theorie van Sachs moet een toeneming van den turgor den groei eener cel versnellen en Pfeffer nam dus aan, dat ook bij de groeiende organen de oorzaak der periodische bewegingen in veranderingen van den turgor moest gezocht worden, en dat deze veranderingen eerst secundair een invloed op den groei uitoefenden, en wel zoo, dat daardoor telkens ten minste een deel der ontstane lengteveranderingen door den groei gefixeerd werd.

Rechtstreeksche proeven, om het aandeel van den turgor en van den groei aan deze proeven experimenteel te scheiden, werden door Pfeffer niet genomen, en zoo bleef zijne hypothese wat zij was 2).

In één geval meent Pfeffer een direct bewijs voor zijn meening gevonden te hebben. Ik bedoel de geotropische bewegingen van de volwassen bladkussens van Phaseolus. Sachs had aangetoond 3) dat de bladgewrichten van Phaseolus periodische bewegingen maken, die op veranderingen van den turgor van het parenchym der gewrichten berusten, en dus tot de groep der „bewegingen van volwassen organen" behooren, en dat dezelfde gewrichten, ook in volwassen toestand, geotropische bewegingen kunnen uitvoeren, die in alle bekende opzichten met de geotropische bewegingen van de knoopen der grassen overeenkomen, en dus groeikrommingen zijn 4). Overeenkomstig daarmede, gelukte het Pfeffer dan ook, zich van den groei van het parenchym der onderzijde bij deze bewegingen te overtuigen, doch alleen dan, wanneer de beweging zeer aanzienlijk of van langen duur geweest was; zijn methode liet echter niet toe, bij zwakkere bewegingen ge-

---

1) De in dit opstel te beschrijven resultaten, en een zorgvuldige studie van Pfeffer's verhandeling, maken het mij zeer waarschijnlijk, dat de verandering in de cellen, waarop beide groepen van verschijnselen berusten, ten eenenmale verschillend zijn.

2) Zie Pfeffer, l. c. p. 117—119.

3) *Bot. Ztg.* 1857, p. 809, en *Handbuch d. Experim.-Phys.* p. 490 en volgende.

4) Zie Sachs *Lehrb. d. Botanik*, 4e Ed. p. 823.

ringere sporen van groei te ontdekken. Hij concludeerde nu, dat in deze gevallen de geotropische beweging niet met groei gepaard ging, en dus op toeneming van den turgor berustte; in dat geval kon de bij sterkere kromming waargenomen groei als een, volgens de theorie van Sachs noodzakelijk, gevolg van de toeneming van den turgor beschouwd worden. Maar het bewijs, dat de geotropische beweging aanvankelijk niet met groei gepaard gaat, werd door Pfeffer niet geleverd, en zoo pleitte ook deze waarneming slechts in schijn voor zijne meening.

Pfeffer's meening verkreeg door zijne argumenten geen grootere waarschijnlijkheid dan de opinie van Sachs, en zoo bleef men omtrent de gestelde vraag nog geheel in het onzekere.

Vatten wij nu, aan het slot van dit overzicht, den tegenwoordigen toestand onzer quaestie in korte woorden samen.

1°. De onderzoekingen van Sachs en anderen hebben geleerd, dat de krommingen, die groeiende organen onder de inwerking van in- of uitwendige oorzaken maken, gepaard gaan met een ongelijke groeisnelheid der convexe en concave zijde.

2°. Al deze verschijnselen komen in de belangrijkste opzichten zoodanig met elkander overeen, dat men mag aannemen, dat zij door dezelfde algemeene wetten beheerscht worden.

3°. Volgens de theorie van Sachs, hangt de groeisnelheid van een orgaan in de eerste plaats af van de uitrekking, die de celwanden door den inhoud ondergaan.

Uit deze gegevens volgt als van zelve de vraag, wier beantwoording het doel van dit opstel is, n.l.:

Welk aandeel nemen de turgor en de groei aan de groeikrommingen van veelcellige plantendeelen?

Omtrent het antwoord op deze vraag bleek ons:

1°. een antwoord, steunende op rechtstreeksche proeven, met groeiende veelcellige plantendeelen genomen, is tot nu toe niet gegeven.

2°. door vergelijking van deze organen met eencellige groeiende organen kwam Sachs tot de hypothese, dat de verandering van den groei de bewegingen veroorzaakt; door vergelijking met veelcellige volwassen organen kwam Pfeffer tot de veronderstelling, dat de verandering van den turgor de eerste oorzaak der kromming is. Geen van beide meeningen is door voldoende argumenten zoodanig gestaafd, dat aan haar, zonder nader onderzoek, een grootere waarschijnlijkheid mag worden toegekend dan aan de andere.

Slechts een empirische behandeling der quaestie en een recht-

streeksch onderzoek der te verklaren verschijnselen zelven kunnen ons dus tot het doel leiden; theoretische beschouwingen blijken steeds eenzijdig te zijn, en niet tot zekerheid en definitieve beslissing te voeren.

In de volgende hoofdstukken gaan wij dit empirisch onderzoek instellen.

II. *De plasmolytische methode.*

Om langs empirischen weg te kunnen uitmaken, welk aandeel de turgor en de groei aan groeikrommingen hebben, is het noodig, eene methode te bezitten om den turgor in plantendeelen geheel op te heffen, zonder tegelijk andere veranderingen te veroorzaken, die de waarneming onzeker zouden kunnen maken. Zulk een methode heb ik in het gebruik van sterke zoutoplossingen gevonden. Zij berust op het beginsel, dat in eene cel slechts zoolang turgor mogelijk is, als het protoplasma overal tegen den celwand aanligt, en op de waarneming, dat sterke zoutoplossingen het protoplasma noopen, zich plaatselijk of ook wel geheel van den celwand terug te trekken. Is dit in alle cellen van een orgaan geschied, dan is de turgor daarin natuurlijk volkomen opgeheven. Men behoeft dus niet anders te doen, dan de te onderzoeken organen in een zoutoplossing van de vereischte concentratie te brengen, b.v. in een oplossing van chloornatrium van 10 pCt. Na eenigen tijd is de turgor verdwenen, en kan men ze dus in turgorloozen toestand onderzoeken.

Organen met lengtegroei verkorten zich bij deze behandeling; de mate dezer verkorting is klaarblijkelijk een maat voor de turgoruitrekking. Passen wij dit op onze vraag toe.

Een groeiend deel, zonder kromming, in de genoemde zoutoplossing gebracht, blijft daarin recht; dit bewijst dat én de door groei verkregen lengte, én de turgoruitrekking aan alle kanten even groot zijn. Nu laat ik zulk een deel een groeikromming maken, en breng het eerst daarna in de zoutoplossing. Is bij de kromming alleen de turgoruitrekking veranderd, dan zal het in de oplossing geheel recht worden. Is echter de turgoruitrekking overal dezelfde gebleven, en alleen de groei aan de convexe zijde sterker geworden dan aan de concave, dan zal het gekromde deel zich in het zout aan beide zijden even sterk verkorten, en dus zijn krom-

ming bijna onveranderd behouden [1]), of zich hoogstens iets sterker krommen. Is eindelijk zoowel de groei als de turgoruitrekking aan de convexe zijde grooter geworden dan aan de concave, dan zal het orgaan zijn kromming voor een grooter of kleiner deel verliezen. Omgekeerd, zal men uit de verandering, die de kromming van zulk een orgaan in de zoutoplossing ondergaat, met zekerheid mogen besluiten, of deze kromming alleen op groei, alleen op turgoruitzetting, of eindelijk op beiden te zamen berustte.

Uit deze redeneering blijkt, dat men de door mij gestelde vraag op een hoogst eenvoudige wijze met behulp der plasmolytische methode kan beantwoorden.

Het zij mij daarom vergund, hier mijne methode nog eenigszins uitvoeriger te beschrijven, en uiteen te zetten op welke gronden men mag aannemen, dat de verkorting van groeiende organen in sterke zoutoplossingen uitsluitend op het verlies van den turgor berust [2]).

Sedert Nägeli's baanbrekende onderzoekingen [3]) weet iedereen, dat het levend protoplasma voor kleurstoffen ondoordringbaar is; het laat diegenen, welke in het celvocht opgelost zijn, niet naar buiten diffundeeren, en weigert aan kunstmatige kleurstoffen, die men met zijn buitenvlakte in aanraking brengt, eveneens den doorgang. Doch niet alleen voor kleurstoffen, ook voor tal van andere in water oplosbare stoffen, is het levend protoplasma niet, of slechts in zeer geringen graad permeabel, gelijk ik voor eenige jaren aantoonde [4]). Tot deze stoffen behooren o. a. ook eenige zouten en zuren, die in geringe concentratie met groote kracht water aantrekken, en die er dus zonder twijfel toe bijdragen om aan het celvocht der jonge cellen zijn zoo charakteristiek wateraantrekkend vermogen te geven.

Bij gelegenheid dezer onderzoeking wees ik op het verband, dat er tusschen het door mij bestudeerde verschijnsel en de spanning tusschen celwand en celinhoud bestaat, en toonde aan, dat deze spanning, zonder de bedoelde geringe mate van permeabiliteit van het protoplasma, niet tot stand zou kunnen komen. Want

---

1) Het is goed te bedenken, dat voor deze proeven slechts dunne organen gebruikt kunnen worden.

2) Uitvoerige bewijzen voor deze stelling vindt men in mijne verhandeling p. 357.

3) Nägeli, *Pflanzenphysiol. Untersuchungen,* Heft I.

4) p. 86.

de celwand laat al deze stoffen gemakkelijk door; de geringste drukking, die zij door haar elastische spanning op den inhoud uitoefent, zou terstond een uittreden van het celvocht tengevolge hebben, zoo de geringe permeabiliteit van het protoplasma dit niet belette.

Hieruit blijkt, dat slechts zoolang als het protoplasma overal tegen den wand aanligt, een spanning tusschen inhoud en wand mogelijk is. Zoodra dus deze continuiteit ook maar plaatselijk is opgeheven, moet de turgor nul zijn geworden. En verder ziet men nu gemakkelijk in, dat turgescente cellen onder de inwerking van sterke zoutoplossingen zoolang kleiner zullen moeten worden, tot de turgor volkomen verdwenen, de celwand geheel zonder spanning is. M. a. w.: in een plasmolytische cel is geen turgor mogelijk; en wat voor een afzonderlijke cel geldt, geldt natuurlijk ook voor geheele plantendeelen.

Bij mijne proeven gebruik ik zoutoplossingen, terwijl door anderen meestal glycerine of suikeroplossing gebruikt wordt, als men het protoplasma levend van den celwand wil verwijderen. Voor ik verder ga, wil ik daarom kortelijk uiteenzetten, welke redenen mij aan zoutoplossingen de voorkeur doen geven.

De voornaamste reden is de groote diffusiesnelheid van de door mij gebruikte zouten. Wil men een tak in suikerwater plasmolytisch maken, zoo kan het meer dan een dag duren, vóór de turgor geheel verdwenen en de lengte volkomen constant geworden is; in oplossingen van chloornatrium of salpeter geschiedt dit reeds binnen weinige uren. De proeven duren dus korter, iets wat om vele redenen van belang is. Daarenboven behoeft men de genoemde zouten in veel geringer concentratie te nemen dan suiker; zoo werkt b. v. een 25-percentige suikeroplossing even sterk als een chloornatriumoplossing van 4 pCt. Ook is het osmotisch aequivalent van suiker in celwanden veel grooter dan van de gebruikte zouten, waardoor licht de osmotische werking een invloed op het resultaat zou kunnen verkrijgen.

Voor mijne proeven gebruik ik zoo goed als uitsluitend chloornatrium en kalisalpeter, daar deze zeer gemakkelijk door celwanden dringen, en onder de mij in dit opzicht bekende zouten de sterkste aantrekking voor water bezitten, dus in de geringste concentratie gebruikt kunnen worden, en het snelste werken.

Wat de concentratie betreft, waarin deze zouten gebruikt behooren te worden, zoo leerden mijne proeven daarover het volgende. In oplossingen van weinige percenten worden de cellen

nog niet plasmolytisch; dit begint in de meeste cellen meestal eerst bij 4 en 5 pCt. en eerst bij 5—7pCt. geraken gewoonlijk alle cellen in dien toestand. Veiligheidshalve gebruik ik daarom steeds oplossingen van minstens 10 pCt., tenzij voorafgaande proeven voor een bepaalde plant bewezen hebben, dat zwakkere oplossingen voldoende zijn. Sterkere oplossingen, b.v. van 20 pCt., werken eenigszins sneller, doch overigens geheel gelijk. Voor chloornatrium en kalisalpeter zijn de concentratiën dezelfden, daar deze zouten ongeveer met dezelfde kracht water uit de cellen aantrekken.

De verkortingen, die groeiende plantendeelen in deze zoutoplossingen vertoonen, zijn zeer aanzienlijk. Zij bedragen gewoonlijk 4—5 percent der oorspronkelijke lengte, dikwerf zelfs 8—10 pCt., en zoo men de sterkst groeiende deelen alleen bestudeert, of wel afzonderlijke cellen daaruit onderzoekt, bereikt de verkorting niet zelden 15 pCt. en meer. Men ziet dus, dat de turgoruitrekking ook met betrekkelijk grove middelen gemakkelijk te meten is.

Deze verkorting berust nu uitsluitend op het verlies van den turgor; geen andere oorzaken oefenen daarop een meetbaren invloed uit. Plooien in den celwand, gelijk die bij het verwelken ontstaan, ontstaan in zoutoplossingen nooit. Zeer enkele malen worden de cellen een weinig ingestulpt, doordat er minder zout in de cellen dringt dan er water uittreedt. Dit geschiedt echter nooit in die mate, dat het de lengte der cellen merkbaar verandert, en bij de door mij gekozen zoutoplossingen komt dit geval bijna nooit voor. Ook de imbibitie der celwanden met de zoutoplossing verandert hunne lengte niet.

De plantendeelen blijven in de zoutoplossingen levend, als ten minste de proeven niet ongeoorloofd lang duren. Na een verblijf van enkele uren, kan men de zoutoplossing weer door water uitwasschen; dan herneemt de tak zijn vorigen turgor, en daarmede het vermogen om weer te groeien: het beste bewijs voor de onschadelijkheid der operatie. Bij langer verblijf gaat dit vermogen om zonder schade uitgewasschen te worden allengs verloren, doch men kan zich door mikroskopisch onderzoek ook dan nog overtuigen, dat de protoplasma-lichamen der plasmolytische cellen nog langen tijd in leven blijven.

Ten slotte wensch ik hier een enkel woord in te lasschen over de beteekenis van de lengteveranderingen, die men bij deze onderzoekingen aan groeiende plantendeelen waarneemt. Ik acht een juiste opvatting van dit punt van zeer hoog belang, omdat daar-

van grootendeels de interpretatie der in de volgende hoofdstukken te beschrijven verschijnselen afhangt. Ten einde mij helder uit te drukken, kies ik een denkbeeldig geval, namelijk een cylindrische cel uit het snelst groeiende deel van het merg van eenigen tak.

In de plant heeft deze cel een bepaalde lengte. Nu breng ik haar in een zoutoplossing van 10 pCt. waar zij plasmolytisch wordt. Zij neemt daarbij een andere, geringere lengte aan. De oorspronkelijke lengte bestond dus uit twee factoren: het blijvende en het verloren deel der lengte. Het is duidelijk, dat de eerste factor door den groei verkregen is, en dat de tweede slechts het gevolg der mechanische uitrekking was. Ik wensch daarom den eersten factor *de ware lengte*, den tweeden *de turgoruitrekking* te noemen, en aan de som van beiden den naam van *feitelijke lengte* te geven.

Thans breng ik deze cel in water; het zout diffundeert uit de ruimte tusschen celwand en protoplasma, en het protoplasma kan dus weer water opnemen en zich vergrooten. Weldra heeft het zich tegen den wand aangelegd, en terwijl het steeds meer water opneemt, rekt het den celwand tot de oorspronkelijke grootte uit. Doch hiermede houdt de verlenging niet op; integendeel, de inhoud zuigt nog begeerig water op en verlengt zich daardoor zoo lang, totdat eindelijk de elastische spanning van den celwand, met de uitrekkende kracht, *de turgorkracht*, evenwicht maakt. Is de uitrekking, die de celwand hierbij ondergaat, geheel elastisch, of is bij deze uitrekking de elasticiteitsgrens overschreden, en een blijvende verlenging van den wand veroorzaakt? Om op deze vraag het antwoord te vinden, brengen wij onze cel nu opnieuw in de zoutoplossing van 10 pCt. Hier verkort zij zich zeer aanzienlijk, maar wordt niet weer zoo kort als zij te voren in dezelfde zoutoplossing geweest was. Daaruit blijkt, dat werkelijk de elasticiteitsgrens overschreden was, en dat de uitrekking door wateropneming dus uit twee factoren bestond: een elastische of herstelbare, en een blijvende, onherstelbare verlenging. De grootte der eerste wordt gemeten door het verschil in lengte der cel in water en daarna in plasmolytischen toestand; de grootte der tweede verlenging door het verschil in lengte der cel in den plasmolytischen toestand vóór en ná de uitrekking in water.

Uit deze beschouwing volgen twee conclusiën:

1°. dat de turgoruitrekking nooit de maat is van de geheele uitrekking door den turgor, maar steeds alleen van het elastische deel daarvan.

2°. dat de lengte van een cel in plasmolytischen toestand kan bestaan uit twee factoren, n.l. de door groei verkregen lengte, en de door vroegere werking van den turgor reeds verkregen blijvende verlenging.

Wanneer ik dus een willekeurige cel of een willekeurig plantendeel aan de plasmolyse onderwerp, dan leer ik daardoor, behalve de feitelijke lengte van het vooraf gemeten voorwerp, kennen: 1°. het elastische deel van de uitrekking door turgor, 2°. de som van de door den groei en door het onherstelbare deel der uitrekking door den turgor verkregen lengten. De eerste grootheid noem ik *de turgoruitrekking*, de som der beide laatsten de ware lengte. Welk aandeel elk dezer beide factoren aan de ware lengte heeft, kan vooralsnog op geenerlei wijze worden uitgemaakt.

Uit deze beschouwingen volgt, dat niet elke verandering in de ware lengte van een groeiend orgaan zonder meer als een verschijnsel van groei mag worden beschouwd. Met name geldt dit van al die veranderingen, die na snelle wateropneming en aanzienlijke verlenging in zeer korten tijd, bij de plasmolyse overblijven. Een dergelijke toeneming in lengte zal ik daarom voorzichtigheidshalve bij voorkeur eenvoudig „blijvende verlenging” noemen, en in het midden laten, in hoeverre zij op een onherstelbare uitrekking, en in hoeverre op groei berust.

Zeker is het echter, dat de groei gedurende een proef nooit grooter kan zijn dan de blijvende verlenging in dien tijd; en dit is voor een volle bewijskracht mijner onderzoekingen over het aandeel van groei en turgoruitrekking aan groeikrommingen voldoende.

Volgens de theorie van Sachs, heeft overschrijding der elasticiteitsgrens in een groeiende celwand ten gevolge, dat nieuwe moleculen tusschen de reeds bestaande afgezet worden 1), zoodat volgens hem een blijvende verlenging door uitrekking, na korten tijd, zich in geen enkel opzicht meer van een verlenging door groei onderscheidt. Deze beschouwingswijze komt mij geheel gerechtvaardigd voor, en geeft mij, naar ik meen, het recht om blijvende veranderingen in de ware lengte van een orgaan, zoo ze niet plotseling of zeer snel plaats gevonden hebben, en zulke, die reeds voor geruimen tijd tot stand gekomen zijn, eenvoudig als verschijnselen van groei door intussusceptie te behandelen. Ik wensch daarmede echter geenszins, ook voor later, een beslissing omtrent

1) Sachs, *Lehrbuch d. Botanik*, 4e Ed. p. 762.

het aandeel van groei en blijvende uitrekking aan zulke „blijvende verlengingen" te nemen; dit punt behoeft nader onderzoek, doch de methoden daartoe ontbreken vooralsnog.

III. *Anatomische en physiologische beschrijving der ranken van Sicyos angulatus.*

Asa Gray maakte het eerst op de verwonderlijke prikkelbaarheid der ranken van Sicyos angulatus opmerkzaam en deelde mede, dat men de beweging met het oog kan volgen, ja de beweging is zelfs sneller dan volstrekt noodig is om haar als zoodanig te zien[1]). De volgende proef geeft een denkbeeld van deze snelheid der beweging. Een rank, die, met uitzondering van een kleine haakvormige kromming aan den top, recht was, werd een- of tweemaal voorzichtig met een houten voorwerpje aangeraakt, en krulde zich toen tot 2½—3 spiraalwindingen in anderhalve minuut op. De beweging begon eenige seconden na de aanraking, en ruim de helft der beweging was snel genoeg om gezien te worden. Nadat iets meer dan een half uur voorbij was gegaan, was de rank weer recht geworden, en in staat opnieuw dezelfde beweging uit te voeren.

Dit vindt op de schoonste wijze plaats, zoo men de ranken, in plaats van ze alleen even aan te raken, voorzichtig langs den onderkant wrijft. Ik streek met een koperen staafje 15-maal achtereen langs de onderzijde van een krachtige rank, telkens gelijkmatig van de basis naar den top gaande. Zoodra ik opgehouden had, begon de rank een beweging te maken; men zag den top voortgaan en in omsteeks één minuut had de geheele rank zich tot iets meer dan twee wijde spiraalwindingen opgerold.

Om steunsels maken krachtige ranken in weinige minuten reeds zichtbare krommingen; in ½—1 uur kunnen zij meer dan een geheele winding maken. Zij reageeren op de minste aanraking. Drukt men ze even op een prikkelbare plaats tusschen twee vingers, dan volgt weldra een beweging. Om spinwebdraden krullen ze zich in scherpe windingen; eveneens om elkander, hetgeen, zooals men weet, de meeste andere soorten van ranken niet doen.

Snijdt men een geheele rank af en plaatst men haar in water,

---

1) Proceed. Americ. Acad. of Science, Vol. IV, 1858, p. 98.

zoo is zij bijna even gevoelig als aan de plant, maakt bij prikkeling de schoonste bewegingen en rolt zich aan het einde van haar groei epinastisch geheel op.

Met deze groote prikkelbaarheid gaat een snelle groei gepaard. In weinige uren is de verlenging door den groei, ook onder nadeelige omstandigheden, meetbaar; in weinige dagen is het geheele leven der ranken, van het oogenblik dat ze tusschen de bladen van den knop te voorschijn treden, tot op het tijdstip, waarop ze geheel en al opgerold en volwassen zijn, afgeloopen. Ook de takken der plant groeien snel, en vormen dus bijna dagelijks nieuwe ranken. Een enkele plant, met hare talrijke vertakkingen, zou bijna genoeg materiaal voor een geheele onderzoeking leveren.

De ranken van Sicyos zijn op dezelfde wijze gevormd als die van Cucurbita; op een korten steel zijn een lange krachtige hoofdrank en 1—3 zwakkere zijranken ingeplant. Bij zeer krachtige ranken, wordt de hoofdrank soms 20 c.M. en meer lang, in de meeste gevallen is zij 10—15 c.M. lang. In den knop zijn de hoofd- en zijranken hyponastisch in een vlakke spiraal met dicht aanéénliggende windingen opgerold; als de ranken uit den knop treden, strekt zich eerst de hoofdrank; de zijranken volgen in deze beweging langzaam, zoodat men de hoofdrank meest reeds geheel recht vindt, als er nog één of meer zijranken hyponastisch gekromd zijn. Men heeft hierin steeds een gemakkelijk kenmerk om den ouderdom van een rank ongeveer te bepalen. De periode der strekking duurde b. v. bij één rank, van het oogenblik dat zij uit den knop te voorschijn kwam afgerekend, 3 à 4 dagen (bij 17° C.); toen bleef de rank (bij 18—19° C.) ruim één dag recht en begon daarna hare epinastische beweging. Andere ranken bleven bij de genoemde temperatuur 2—3 dagen recht; bij hooger temperatuur is de duur dezer periode korter.

De epinastische beweging begint niet, gelijk bij vele andere ranken, aan den top [1]), maar in de onderste of basale helft der rank; dit deel kromt zich in zijn geheel in een wijden bocht, die al enger en enger wordt. Daarbij plant zich de beweging allengs naar boven toe voort; de top blijft echter nog geruimen tijd recht. Aan een rank, die reeds drie volle epinastische windingen gemaakt had, was de top over 3 cM. lengte geheel recht, hij kwam op 1 cM. afstand van het uiteinde met een steunsel in aanraking

1) Zie p. 207.

en boog zich hierom in een scherpen hoek, oveenkomende met 3/8 van een winding. Hieruit blijkt, dat nog tijdens den aanvang der epinastische bewegingen de top zijn prikkelbaarheid behoudt.

Terwijl nu de epinastische windingen enger en enger worden, en zich op hoogere deelen voortplanten, wordt het rechte deel van den top steeds kleiner en kleiner, en eindelijk vindt men den top in bijna even enge windingen opgerold als het geheel.

Dezen gang van zaken heb ik bij ranken in den tuin slechts zelden kunnen waarnemen; bijna elke rank bereikt, vooral bij winderig weder, een steunsel. Bij afgesneden ranken uit den tuin daarentegen, die in water in de kamer geplaatst waren, en bij ranken van potplanten in de kamer, was het verschijnsel steeds zeer fraai te zien. Bij 17—18° C. duurt deze beweging meestal 2—3 dagen, bij hoogere temperaturen (21—22° C.) was zij soms in één nacht zoo goed als voltooid.

De epinastische windingen eener rank vertoonen gewoonlijk allen dezelfde richting. Doch wanneer de top een hindernis bij de beweging ontmoette, zag ik niet zelden een omkeering der windingsrichting, ook dan wanneer de top zich niet om dit voorwerp kromde.

Bereikt een rank tijdens hare nuteerende beweging een steunsel, zoo krult zij zich met haar top daaromheen, als het niet te dik is, en het lagere deel der rank rolt zich nu epinastisch op de bekende wijze tot zeer enge schroefwindingen op. Aan dikke steunsels maakt de top soms naast het steunsel eenige vrije enge windingen.

In een vroegere verhandeling over de bewegingen der ranken heb ik aangetoond, dat de bewegingen der ranken niet terstond ophouden, als men het steunsel waarom ze zich winden verwijdert. Dit zelfde verschijnsel heb ik herhaaldelijk bij de ranken van Sicyos waargenomen. Ik kweekte de planten tot dit doel in potten, en plaatste ze tijdens de proef in de kamer. Zoo maakte b.v. een rechte rank, om een steunsel dat ik haar gaf, in 1/4 uur 1/2 winding; toen nam ik voorzichtig het steunsel weg, en na 10 minuten had de rank twee volle windingen gemaakt. Daarna keerde zij weer terug en ontwond zich. 1)

Het ontwinden van ranken, wier steunsel men wegneemt, is

---

1) p. 213. Dit verschijnsel is geheel overeenkomstig met de door Duitsche plantenphysiologen beschreven „Nachwirkung" bij geotropische krommingen van stengels.

een verschijnsel, dat door Darwin in zijn beroemde verhandeling „On the movement and habit of climbing plants” het eerst uitvoerig beschreven is. De ranken van Sicyos zijn wegens hare merkwaardig snelle bewegingen uiterst geschikt om zijne waarneming te herhalen. Daarbij is het in het oog loopend, dat de teruggaande beweging steeds veel langzamer geschiedt dan de prikkelbeweging. Zoo maakte een rank, die ik eenige malen voorzichtig langs den onderkant wreef, tengevolge daarvan in ruim ééne minuut meer dan twee volle spiraalwindingen. Nog eenigen tijd duurde de nawerking, en in omstreeks 1¼ uur had de rank in 't geheel 2½ windingen gemaakt. Toen ging zij langzaam terug, en had na ruim twee uren nog altijd een zeer aanzienlijke kromming (van omstreeks ¾ winding). Dit bewijst, dat het teruggaan een verschijnsel van anderen aard is dan de prikkelbeweging.

Het is hier de plaats, een verschijnsel te vermelden, dat in het vervolg herhaaldelijk ter sprake zal komen. In mijne vroegere verhandeling (p. 207) beschreef ik de kromming die ranken maken, als men herhaaldelijk tegen hare onderzijde aanklopt. Zij krommen zich dan allengs van den top af spiraalsgewijze op, waarbij de bovenzijde convex wordt; na eenigen tijd van rust worden zij weer recht. Ook als ik op de bovenzijde tikte, trad dit verschijnsel op en ook dan werd de bovenzijde convex.

De ranken van Sicyos zijn zoo uiterst gevoelig, dat bij de minste stooten deze „topkrulling” in meerdere of mindere mate bij hen wordt waargenomen. Op winderige dagen vindt men in den tuin soms geen enkele rank, wier top niet min of meer opgerold, of tenminste gebogen is; zelfs jonge ranken, die zich eerst pas gestrekt hebben, vertoonen dit. Elke ruwe behandeling der ranken doet deze topkrulling ontstaan; vandaar, dat men bij proeven met deze ranken steeds uiterst voorzichtig te werk moet gaan. Ranken, in den tuin afgesneden en naar het laboratorium gebracht, maken tengevolge daarvan veelal reeds topkrullingen. Ranken van kamerplanten, die men om ze te meten aan een maatstaf legt, vertoonen hetzelfde. Bij vele proeven is deze topkrulling een gewoon en onvermijdelijk verschijnsel, wanneer n. l. de inrichting der proef het onmogelijk maakt, een aanraking der rank met andere voorwerpen te vermijden.

De omstandigheid, dat de epinastische beweging bij onze ranken aan de basis begint, maakt, dat er nooit gevaar bestaat

deze beide verschijnselen, waarvan het eene door prikkeling ontstaat en het andere niet, met elkander te verwarren.

Voor een juiste beoordeeling van de proeven, die ik in de volgende hoofdstukken zal beschrijven, is het noodig, met den anatomischen bouw en de physiologische eigenschappen onzer ranken ten minste in hoofdzaken bekend te zijn. Daarom wensch ik deze ranken hier uit dit oogpunt nader te beschouwen, en achtereenvolgens te behandelen: de anatomie, de inwerking van zoutoplossingen en de verschijnselen der weefselspanning. Zoo niets omtrent den ouderdom gezegd wordt, bedoel ik die periode van ontwikkeling, in welke de ranken recht zijn.

De anatomische beschrijving der ranken begin ik met den steel. Deze is op dwarsdoorsnede bijna cirkelrond, doch aan de bovenzijde een weinig afgeplat; hij is inwendig hol, de holte heeft denzelfden vorm als de omtrek. In het wijdcellige parenchymatische weefsel vertoonen zich 6 vaatbundels en 6 onderhuidsche collenchymstrengen, die zoo geplaatst zijn, dat telkens een collenchymstreng en een vaatbundel op denzelfden straal staan. Aan de voorzijde vindt men er drie, dichter bij elkander, één in het midden en twee aan de beide randen der voorzijde; de drie overigen staan op gelijke afstanden aan den omtrek verdeeld. Elke vaatbundel bestaat uit een klein xyleem en twee groote phloëem-bundels, waarvan de eene ovaal, de andere peripherisch geplaatst is, gelijk dit bij de Cucurbitaceeën het geval pleegt te zijn. Het xyleem is steeds zwak ontwikkeld en bevat eenige weinige ring- en spiraalvaten; een vaatbundelscheede is niet aanwezig.

De stevigheid van den steel berust dus voor een deel op de collenchymstrengen; de buigzaamheid is naar alle zijden ongeveer even groot.

Vergelijken wij hiermede het onderste niet prikkelbare gedeelte van de takken der rank, en kiezen wij daartoe de basis der hoofdrank, eenige c.M. boven het punt, waar de zijranken ontspringen. De doorsnede is hier reeds veel duidelijker bilateraal; de bovenkant is min of meer gleufvormig uitgehold en scherp afgescheiden. Ook ontbreken in het midden van den bovenkant de vaatbundel en de collenchymstreng, die wij op deze plaats in den steel vonden. Overigens vinden wij dezelfde vaatbundels en collenchymstrengen terug, alleen zijn die, welke aan de achterzijde liggen, hier veel dichter bij elkander geplaatst; ook hierdoor is het onderscheid tusschen vóór- en achterzijde veel scherper gemarkeerd dan in den steel. De rank is hier niet hol; het centrale pa-

renchym zeer grootcellig, het peripherische meer kleincellig. De vaatbundels hebben geen vaatbundelscheeden of collenchymstrengen, en slechts een zwak xyleem.

Een weinig hooger komen de drie collenchymstrengen der achterzijde nog dichter bijeen, en versmelten weldra geheel met elkander tot een breeden, den geheelen achterkant bedekkenden band; deze blijft dan tot aan den top der rank.

Nog iets hooger komen de drie vaatbundels der achterzijde dichter en dichter bij elkander, en spoedig versmelten hun peripherische phloëmbundels tot een weefsellaag, die overal tegen den collenchymband aanligt; nergens vindt men tusschen beiden nog parenchym. De xyleembundels en inwendige phloëemdeelen blijven geïsoleerd.

Op dezelfde hoogte ondergaat ook de bovenzijde veranderingen; zij wordt breeder, de beide hoeken treden met hunne collenchymlijsten sterker vooruit, de vaatbundels onder deze worden zeer zwak en komen dichter onder het collenchym te liggen; ze bevatten in het xyleem nog maar een paar spiraal- en ringvaten.

Bij al deze veranderingen is de rank zelf veel platter geworden, zoodat zij in het bovenste, prikkelbare deel omstreeks eens zoo breed als dik is.

Hetgeen voor ons in den bouw van het prikkelbare deel der rank het meest belangrijk is, is dus het volgende. De rank is hier plat en breed, en dus in haar mediaanvlak zeer buigzaam. De bovenzijde bestaat grootendeels uit parenchym; en heeft slechts aan de beide hoeken twee dunne collenchymstrengen en twee zwakke vaatbundels; deze zijde is dus zeer rekbaar. Het centrum bestaat uit parenchym. De onderzijde bestaat uit drie grootere ofschoon zwakke vaatbundels, en daaronder een breede, dikke collenchymlaag. Zij is dus veel minder rekbaar dan de bovenzijde.

Veronderstellen wij dus, dat het parenchym op een gegeven oogenblik zich plotseling sterker tracht uit te zetten dan kort te voren, dan moet de rank zich tengevolge hiervan krommen, en wel met de bovenzijde convex. Dit volgt met noodzakelijkheid uit den beschreven bouw.

De ranken zijn alleen aan de onderzijde prikkelbaar; de prikkel moet dus door de epidermis, het collenchym en het phloëem der drie achterste vaatbundels heendringen, vóór zij het parenchym kan bereiken. Deze opmerking is daarom van belang, omdat wij later zien zullen dat de zetel der kracht, die de kromming na prikkeling veroorzaakt, in dit parenchym te zoeken is.

Uit deze beschrijving van den bouw volgt tevens, dat bij alle krommingen der ranken het geheele parenchym in lengte toeneemt, zelfs wanneer, gelijk dit bij krommingen van ranken het geval pleegt te zijn, de onderzijde min of meer korter wordt 1). Aan zulk een verkorting kan, behalve het collenchym, hoogstens ook nog een deel van het phloëem der vaatbundels deel nemen.

Dit resultaat, dat men gemakkelijk nog nader zou kunnen bewijzen, zoo men uit de l. c. p. 314 gegeven cijfers de ligging van de neutrale as der kromming berekende, en daardoor haar plaats op de doorsnede van de rank nauwkeurig bepaalde, is daarom van belang, omdat het onze latere beschouwingen omtrent de bewegingen der ranken zeer vereenvoudigt. Het laat zich op de volgende wijze uitspreken.

Bij alle krommingen van de ranken van Sicyos, zoowel de epinastische als de prikkel-bewegingen, ondergaan het collenchym en de vaatbundels der achterzijde slechts geringe verandering in lengte; deze verandering is nu eens een verlenging, dan weer een verkorting. Daarentegen verlengen zich altijd alle cellen van het parenchym, alsmede de vaatbundels en collenchymstrengen der bovenzijde. De oorzaak der kromming zetelt dus klaarblijkelijk in de bovenzijde; phloëem en collenchym der onderzijde spelen daarbij een ondergeschikte rol en gedragen zich waarschijnlijk slechts passief.

In ons Ve hoofdstuk zullen wij hierop verder bouwen, en ons de vraag voorleggen, of de krommende oorzaak in het parenchym, dan wel in de vaatbundels of collenchymstrengen der bovenzijde te zoeken is.

Nog een enkel woord omtrent de haren. Lange spitse haren, en lange en korte klierharen vindt men op het onderste deel der rank vrij veel, naar boven toe worden zij zeldzamer; het prikkelbare deel der rank schijnt geheel onbehaard te zijn.

Inwerking der zoutoplossingen. Om de vraag te beantwoorden, bij welke concentratie der zoutoplossing de cellen der ranken plasmolytisch worden en haar turgor verliezen, heb ik deels de cellen zelven in zoutoplossingen van verschillende concentratie onderzocht, deels de verkorting gemeten, die ranken in oplossingen van verschillende sterkte vertoonen.

Voor de eerste proef werden ranken in chloornatrium-oplos-

1) Zie p. 207.

singen van 4—8 pCt. gebracht en na drie uren mikroskopisch onderzocht. De resultaten zijn de volgende:

I. In Na Cl van 4 pCt. In alle cellen der epidermis was het protoplasma van beide einden ver terug getrokken, aan de zijwanden nog breed verbonden. In het parenchym waren talrijke cellen min of meer plasmolytisch; het protoplasma was plaatselijk van de eind- of zijwanden geïsoleerd, nergens geheel vrij.

II. In Na Cl van 5 pCt. Epidermis als in 4 pCt. In het parenchym in de meeste cellen het protoplasma volkomen van den celwand geïsoleerd, vrij in de celholte liggende.

III. In Na Cl van 6 pCt. Zoowel in de epidermis als in het parenchym in alle onderzochte cellen het protoplasma alzijdig van den wand geïsoleerd.

IV. In Na Cl van 7 pCt. en 8 pCt. Epidermis en parenchym als boven; ook in het phloëem der vaatbundels was hier de plasmolyse der cellen duidelijk te zien.

Men ziet dat de plasmolyse reeds bij 4 pCt. begint, doch nog niet volkomen is; bij 5 pCt. wordt het protoplasma in de meeste, bij 6—8 pCt. wel in alle cellen van den wand geïsoleerd.

Over de verkorting van ranken in verschillende zoutoplossingen heb ik de volgende proeven genomen.

I. In Na Cl van 1 pCt. Drie hoofdranken, geheel recht, werden voor deze proef op bepaalden afstand van hun top van een merk met O.-I. inkt voorzien, en na één uur in de zoutoplossing geweest te zijn weer gemeten.

De lengte, in m.M. uitgedrukt was:

	Vóór	Na	Diff.
I.	60.0	60.0	0.0
II.	100.0	100.3	0.3
III.	90.0	90.0	0.0

Dus in twee gevallen geen verandering, in één een geringe verlenging. Bij langer verblijf verlengden zich alle drie, door groei.

II. In Na Cl van 2 pCt. Inrichting der proef dezelfde als in N°. I. De lengte, in m.M. uitgedrukt was:

	Vóór	Na 1 uur.	Na 3 uur.	Diff.
I.	50.0	49.0	48.5	1.5
II.	100.0	98.3	97.8	2.2
III.	100.0	99.0	98.4	1.6

Dus een verkorting van 1.6—3 pCt.

III. In Na Cl van 4 pCt. Vijf krachtige hoofdranken werden met éene uitzondering (IV) van den top beroofd en op een lengte van 100—125 m.M. afgesneden. De stukken werden toen gemeten en in een zoutoplossing van 4 pCt. onder de luchtpomp geïnjicieerd.

De metingen gaven de volgende resultaten, in m.M. uitgedrukt:

	Vóór	Na 3/4 uur.	Na 20 uur.	Diff.
I.	107.0	103.5	103.5	3.5
II.	106.5	104.5	104.5	2.0
III.	110.5	107.5	107.0	3.5
IV.	121.5	118.5	118.5	3.0
V.	101.5	99.0	99.0	2.5

Na ¾ uur was in vier exemplaren reeds volkomen, in het andere bijna de constante lengte bereikt. De verkorting bedroeg omstreeks 2,0—3,5 pCt., dus meer dan in 2 pCt. zoutoplossing.

IV. In Na Cl van 5 pCt. Inrichting geheel als bij III. Ranken iets jonger, I—IV hoofdranken; V zijrank; I en III zonder top, de anderen met top.

Gemeten lengte in m.M.:

	Vóór	Na 70 min.	Na 20 uur.	Diff.
I.	120.0	116.0	115.5	4.5
II.	106.5	102.5	102.0	4.5
III.	111.5	109.0	108.5	3.0
IV.	110.0	107.0	107.0	3.0
V.	93.0	91.5	91.5	1.5

Na 70 min. in 3 ex. bijna, in 2 ex. geheel constante lengte. Verkorting 1.5—4.5, gemiddeld iets grooter dan in 4 pCt. zoutoplossing.

V. In Na Cl van 20 pCt. Groote hoofdranken, zeer krachtig ontwikkeld. Op meest 100.0 m.M. van den top een merk met O.-I. inkt.

De metingen toonden in m.M.:

	Vóór	Na 1 uur.	Na 2 uur.	Diff.
I.	100.0	96.5	96.5	3.5
II.	100.0	96.2	96.2	3.8
III.	100.0	97.3	97.3	2.7

IV.	110.0	107.4	—	2.6
V.	100.0	97.0	—	3.0
VI.	100.0	97.5	—	2.5

Dus na 1 uur constante lengte met een verkorting van 2.5—3.0 pCt.

Het resultaat van deze proeven is dus:

1°. in 1 pCt. zoutoplossing vindt geen verkorting plaats.

2°. in 2—20 pCt. zoutoplossing verkorten zich de ranken, en wel in de zwakkere oplossingen minder dan in die, in welke alle cellen in den plasmolytischen toestand geraken.

3°. De verkorting bij totale opheffing van den turgor bedraagt 2.5—4.5 pCt.

Als eindresultaat van al deze proeven leeren wij, dat men, om zeker te zijn dat in een rank alle cellen plasmolytisch zijn, minstens een hoogere concentratie dan 5 pCt. moet aanwenden. Ik heb daartoe in den regel 20 pCt. chloornatrium gebruikt.

Dat het verblijf der ranken in de zoutoplossingen geenszins doodelijk is, mag reeds a priori uit mijne vroegere onderzoekingen omtrent de onschadelijkheid van zoutoplossingen voor groeiende plantendeelen worden aangenomen. Ik heb echter ten overvloede eenige dezer proeven met de ranken van Sicyos herhaald, en wil daarvan het voornaamste thans mededeelen.

I. In 1 pCt. chloornatrium kunnen ranken nog groeien, hoewel de snelheid van den groei natuurlijk door de vermindering van den turgor kleiner zal zijn. Dit blijkt uit een voortzetting van proef I op p. 548. De daar beschreven ranken bleven na afloop dier proef nog in de zoutoplossing en werden hier van tijd tot tijd gemeten.

Hun lengte bedroeg in m.M.:

	Bij den aanvang.	Na 3 uur.	Na 24 uur.	Toeneming.
I.	60.0	62.0	66.	6.
II.	100.0	103.0	114.	14.
III.	90.0	93.5	99.	9.

Dus vrij aanzienlijke groei. De ranken vertoonden tengevolge van de herhaalde bewerkingen sterke topkrulling (zie pag. 544); de toppen waren bij I in 7, bij II in 8, bij III in 7 enge windingen opgerold, hetgeen de meting aan het eind der proef zeer bemoeilijkte.

II. Ook in 2 pCt. chloornatrium kunnen raken nog groeien.

Dit bleek uit een voortzetting van proef II op pag. 548, op dezelfde wijze als hierboven bij proef I.

De lengte der ranken bedroeg in m.M.:

	Na 3 uur.	Na 6 uur.	Na 24 uur.	Toeneming.
I.	48.5	49.0	50.	1.5
II.	97.8	99.0	104.	6.2
III.	98.4	99.5	106.	7.6

Ook hier vertoonden de ranken tengevolge der bewerkingen topkrulling. I had slechts één, II 5½ en III 6½ zeer enge windingen aan den top.

De groei was dus ook in 2 pCt. nog zeer duidelijk, hoewel merkbaar minder dan in 1 pCt.

III. Om aan te toonen dat het zout zonder schade voor het leven kan worden uitgewasschen, werden ranken gedurende eenigen tijd in zoutoplossingen van de hierboven gebruikte concentratiën gebracht. Zij waren bij 't begin der proef recht, en kromden zich in de oplossingen een weinig. Na 4 uur werden ze in veel water gelegd, hier namen langzamerhand de krommingen toe.

Vijf ranken werden in 4 pCt. chloornatrium gebracht en uitgewasschen. De krommingen bedroegen na een paar dagen bij I 15 windingen, II 14 w., III 9 w., IV 6 w., V ¾ w.; de ranken waren allen stijf en frisch, de windingen vormden enge regelmatige spiralen aan den top.

Twee ranken werden na een verblijf van 4 uur in 5 pCt. chloornatrium uitgewasschen. Windingen na twee dagen ¼ en 1½; ranken frisch.

Een rank bleef 4 uur in 6 pCt. zoutoplossing en vormde, na in water gebracht te zijn, in twee dagen aan zijn top een zuivere spiraal van 7 windingen; een andere evenzoo behandelde rank maakte 4 windingen. Aan 't eind der proef beiden frisch.

Twee ranken, na 4 uur uit 8 pCt. zoutoplossing in water gebracht, krulden hare toppen hier tot ½ en 1¾ winding op.

Ten laatste werden twee ranken, die reeds bij 't begin der proef topkrulling vertoonden, in 20 pCt. chloornatrium gebracht. Hier ontwonden zij zich gedeeltelijk; zij werden na ¾ uur in water gebracht, waar ze het aantal der windingen weer vermeerderden. In het zout slap, werden ze in het water weer stijf. Het aantal der windingen bedroeg:

	I.	II.
Bij het begin	3½	6
Na ¾ uur in 20 pCt. . . .	½	3
Na 2 dagen in water. . . .	6	6½

Bij een langer verblijf in sterke zoutoplossingen wordt echter de kans om met goed gevolg te worden uitgewasschen, natuurlijk steeds geringer.

Al deze proeven toonen aan, dat de zoutoplossingen de ranken geenszins rechtstreeks dooden. Het spreekt echter van zelf, dat bij een lang verblijf der afgesneden ranken in het zout, deze onvermijdelijk hun dood tegemoet gaan. In elk geval ziet men, dat, wat van de inwerking van zoutoplossingen op groeiende plantendeelen in 't algemeen bekend is, zonder bezwaar ook op de ranken van Sicyos mag worden toegepast.

De weefselspanning in de ranken heb ik alleen volgens de bekende methode der overlangsche splijting, niet ook door rechtstreeksche meting der afzonderlijke weefsels bestudeerd. Dit laatste is bij de fijnheid der ranken moeilijk, en voor mijn doel geheel onnoodig.

Snijdt men ranken van Sicyos dwars door, dan ziet men terstond uit de sneevlakte een grooten druppel vocht treden: een bewijs, dat dit vocht in de onverwonde rank onder aanzienlijke drukking stond. Ranken, die reeds sedert eenige uren afgesneden zijn en in water stonden, toonen dit verschijnsel eveneens. Snijdt men een rank op verschillende plaatsen door, dan komen er toch telkens druppels te voorschijn.

Snijdt men een rank door, verwijdert men de gekomen druppels, en snijdt dan met een scheermes een dun laagje af, zoo kan men op de nieuwe sneevlakte het uittreden der druppels met de loupe waarnemen. Men ziet dan zeer duidelijk, dat zij uit de streek der vaatbundels, en niet uit het centrale parenchym komen.

Splijt men een rank volgens het mediaanvlak in twee helften, dan wijken beide deelen uitéén, als bewijs voor de voorhanden weefselspanning. Hetzelfde geschiedt bij splijting volgens een axiel vlak loodrecht op het mediaanvlak. Snijdt men een rank in stukjes van 2 c.M., en splijt men elk dezer overlangs in twee gelijke helften, dan wijken de helften des te sterker uiteen, naarmate het stukje dichter bij den top lag. Dicht bij den top zijn de verschillen grooter, in de basale helft uiterst gering. Ook de steel van rechte ranken toont nog weefselspanning.

Het was van belang te weten, in hoeverre deze weefselspanning op een verschillenden groei en in hoeverre op verschillende turgoruitrekking der verschillende weefsels berust. Vooral daarom was dit belangrijk, daar deze vraag voor andere organen met weefselspanning nog niet grondig onderzocht is [1]).

Ik heb daarom een hoofdrank in stukjes van 2 c.M. lengte gesneden, allen in het mediaanvlak gespleten en toen in 20 pCt. zoutoplossing gebracht. Terstond verloren zij hun krommingen, en kromden zich allen met het parenchym concaaf. Het onderste deel der rank, even boven de inplanting der zijranken, spleet ik rosetvormig in 4 deelen; hierdoor was de omkeering der krommingsrichting in het zout nog veel duidelijker zichtbaar. Uit deze proef volgt, dat het merg in alle deelen der rank minder gegroeid is dan de peripherische weefsels, en dat het in de gespleten stukken slechts tengevolge der turgoruitrekking langer is dan gene. De weefselspanning berust dus niet op een verschil in groei door intussusceptie, maar op een verschil in uitrekking door den turgor. De groei is wel ongelijk, maar zou, alleen werkende, juist tot tegenovergestelde spanningen aanleiding geven.

Welk het aandeel van turgor en groei aan de weefselspanning in andere ranken is, heb ik niet onderzocht.

Het is een bekend verschijnsel, dat gespleten deelen van groeiende organen, in water gebracht, hun krommingen meest aanzienlijk vermeerderen. Hetzelfde is natuurlijk het geval met de ranken van Sicyos. Die oprolling is zeer sterk. Een stuk van den top, 2 c.M. lang, werd in twee gelijke deelen gespleten en in water gebracht; beide helften wonden zich tot drie enge windingen op. Heeft men de geheele rank in stukken van 2 c.M. gesneden, en deze op dezelfde wijze gespleten en in water gebracht, zoo ziet men dat de helften zich allen sterker krommen, doch des te minder, naarmate ze verder van den top aflagen.

Bij deze oprolling, die bijna momentaan geschiedt, wordt de elasticiteitsgrens der celwanden overschreden, en wel des te meer, naarmate de oprolling sterker was, of het verblijf in water langer duurde. Daar ook dit punt voor groeiende plantendeelen nog niet onderzocht is, wil ik een paar proeven iets uitvoeriger beschrijven.

I. Een krachtige rechte rank van 15 c.M. lengte werd in stukjes van 2 c.M. lengte gesneden, en deze volgens het mediaan-

---

1) Eenige proeven hierover beschreef ik reeds op pag. 527.

vlak zóó gespleten, dat beide helften aan haar ondereinde met elkander in verbinding bleven. Daarop werden alle stukjes in water gebracht, waar zij ¼ uur bleven; daarna kwamen ze in Na Cl van 20 pCt. Hier ontrolden ze zich in ½ uur, en behielden toen gedurende uren dezelfde kromming; waarbij steeds het parenchym convex was.

Het aantal der windingen bedroeg in de beide helften der stukjes:

No. der stukjes.	In water.	In zoutoplossing.
I. (top)	3—3	$^3/_4$—$^3/_4$
II.	$1^1/_2$—$2^1/_2$	$^1/_2$—$^1/_2$
III.	$1^1/_2$—$^3/_4$	$^1/_8$—$^1/_8$
IV.	$^5/_8$—$^5/_8$	$^1/_8$—$^1/_8$

In de lagere deelen waren de krommingen minder regelmatig.

II. Een andere rank werd geheel op dezelfde wijze behandeld; de stukjes bleven echter, in plaats van ¼ uur, 2 uren in het water.

Het aantal windingen bedroeg:

No. der stukjes.	In water.	In zoutoplossing.
I. (top)	$2^1/_2$—$3^3/_4$	1—$^5/_8$
II.	$2^1/_2$—$3^1/_2$	1—1
III.	$1^1/_2$—$1^1/_2$	$^3/_4$—$^3/_4$
V.	$1^3/_4$—$1^3/_4$	$^1/_2$—$^5/_8$
VI.	$1^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$—$^1/_4$

In de overige stukjes waren de krommingen minder regelmatig.

Uit deze beide proeven ziet men, dat de krommingen der stukjes in water ten deele herstelbaar, ten deele onherstelbaar zijn, en dus ten deele op een overschrijding der elasticiteitsgrens berusten. De na opheffing van den turgor blijvende krommingen zijn in de jongere deelen aanzienlijker dan in de oudere, en na een verblijf van 2 uur in water grooter dan na een verblijf van slechts ¼ uur.

Hetzelfde geldt, volgens eenige door mij genomen proeven, mutatis mutandis, ook van andere groeiende organen.

De oorzaak, zoowel van de weefselspanning als van de opkrulling in water, berust op het streven van het centrale weefsel om zich door wateropneming te verlengen. Dit weefsel is het parenchym; de epidermis, het collenchym en de vaatbundels gedragen zich tegenover het parenchym bij dit proces passief. Van

de juistheid van deze stelling heb ik mij door een aantal proeven overtuigd, in welke stukjes van ranken volgens de meest verschillende vlakken overlangs gespleten werden. Tusschen de overige passieve weefsels bestaat slechts geringe spanning. Snijdt men de beide collenchymstrengen van de voorzijde, elk afzonderlijk of met de tusschenbeide liggende epidermis, maar zonder parenchym af, dan kromt zich zulk een lamel niet, ook in water bijna niet; is er ergens een weinig parenchym aangebleven, dan kromt zich dit deel. Snijdt men van de onderzijde een strook collenchym en epidermis af, dan kromt deze strook zich zwak, en blijft ook in water zwak gekromd. Splijt men een rank volgens een vlak loodrecht op 't mediaanvlak, zóó, dat de voorhelft bijna al het parenchym, de achterhelft weinig parenchym, maar bijna al het vaatbundelweefsel en het collenchym bevat, dan rolt zich in water de voorhelft zeer sterk op, terwijl de achterhelft slechts een zwakke kromming maakt. Gemakkelijk zoude ik nog meerdere proeven kunnen aanvoeren, doch de medegedeelde mogen voldoende zijn om te bewijzen, dat ook bij de ranken van Sicyos in het parenchym de uitzettende kracht huist, terwijl de overige weefsels door deze kracht passief worden uitgerekt.

De voornaamste punten, die door de in dit hoofdstuk beschreven proeven zijn bewezen, en in de volgende afdeelingen gebruikt moeten worden, zijn de volgende:

1°. De ranken van Sicyos angulatus onderscheiden zich van andere ranken door hare buitengewone prikkelbaarheid; hare bewegingen zijn in vele gevallen zoo snel, dat men ze met het oog kan volgen (Asa Gray).

2°. Deze ranken vertoonen dezelfde verschijnselen van prikkelbaarheid, nawerking en teruggaan na prikkelbewegingen, die ook bij andere ranken bekend zijn. Haar epinastische kromming begint echter aan de basis en niet, zooals gewoonlijk, aan den top. Daarentegen vertoonen ze, ook na zeer zwakke prikkels, het ook bij andere ranken waargenomen verschijnsel der „topkrulling” in veel hoogere mate.

3°. De onderzijde van het prikkelbaar deel der rank, in welke de neutrale as der krommingen valt, wordt geheel door collenchym en vaatbundelweefsel ingenomen. Bij alle krommingsverschijnselen verlengt zich dus steeds het geheele parenchym; ook de zwakke vaatbundels en collenchymstrengen der bovenzijde nemen daarbij in lengte toe.

4°. Een chloornatriumoplossing van 1 pCt. verandert in korten

tijd de lengte der ranken niet; in 2 pCt. of hoogere concentratiën worden de ranken korter. Zoowel in 1 pCt. als in 2 pCt. kunnen de ranken voortgaan te groeien.

5°. Chloornatriumoplossingen van 4 en 5 pCt. maken de meeste doch niet alle cellen plasmolytisch, en heffen den turgor bijna, doch niet geheel volledig op. Om dit doel volledig te bereiken, is dus een zoutoplossing van hoogere concentratie (b.v. 20 pCt.) noodig.

6°. Na een niet te lang verblijf der ranken in zoutoplossingen kunnen deze zonder schade worden uitgewasschen.

7°. De weefselspanning der ranken berust niet op een verschil in groei der verschillende weefsels, maar op de sterkere turgoruitrekking van het parenchym, tegenover de vaatbundels, het collenchym en de epidermis.

8°. Wanneer in overlangs gespleten deelen van ranken de door weefselspanning ontstane krommingen door opneming van water worden versterkt, wordt hierbij de elasticiteitsgrens der celwanden, soms in zeer hooge mate, overschreden.

IV. *Over het aandeel van de turgoruitrekking en den groei aan de bewegingen der ranken.*

Bij de studie van de rol van den turgor bij de groeikrommingen, is het naar mijne meening de eerste en belangrijkste vraag, of de krommingen van groeiende organen, door welke oorzaken ook te weeg gebracht, uitsluitend op groei, of uitsluitend op turgoruitrekking, of eindelijk op beide te samen berusten. Eerst wanneer deze vraag beantwoord is, en men dus het aandeel van de turgoruitrekking en den groei aan eene beweging kent, is het geoorloofd te trachten, dieper in de kennis van de oorzaken van deze verschijnselen in te dringen. Om deze reden wijd ik aan de beantwoording dezer vraag dit hoofdstuk.

In het tweede hoofdstuk heb ik uitvoerig de methode mijner proeven beschreven. Ik kan mij dus thans tot een korte beschrijving van de modificatiën beperken, die voor het speciale onderzoek der ranken aangebracht werden. Men herinnert zich, dat het beginsel mijner proeven bestaat in de opheffing van den turgor, en daarmede van de turgoruitrekking, door de inwerking van sterke zoutoplossingen.

Voor mijne proeven met ranken heb ik steeds een chloornatrium-oplossing van 20 pCt. gebruikt; deze werd in vlakke, slechts 2—4 c.M. hooge schaaltjes gebracht, teneinde de aanraking van de vloeistof met de lucht zooveel mogelijk te bevorderen. In de vloeistof bracht ik de ranken, zoodra ze in den toestand gekomen waren, omtrent welken ik de gestelde vraag wilde beantwoorden. Vóóraf werden de ranken nageteekend, en het aantal der windingen geteld; het bleek dat een schatting tot op ⅛ winding zeer gemakkelijk, en in bijna alle gevallen ruim voldoende voor mijn doel was. Een nauwkeuriger bepaling, b.v. in graden, zou bij de onregelmatigheid die de krommingen der ranken zeer dikwijls vertoonen, in werkelijkheid toch tot geen grootere juistheid leiden. De ranken werden steeds voorzichtig in het zout gebracht; dit dringt in den regel na weinige minuten in, en heft, gelijk wij in het derde hoofdstuk zagen, in korten tijd den turgor volkomen op. Van tijd tot tijd werden de ranken dan met de teekening vergeleken, het aantal windingen geteld en opgeschreven, en zoo noodig eene nieuwe teekening gemaakt. Als na verloop van eenigen tijd bleek, dat de zichtbare veranderingen in de ranken volkomen waren opgehouden, werd de proef gesloten.

Vóór het begin van de inwerking van het zout, verkeerde de rank in turgescenten toestand; aan het einde der proef was zij turgorloos. Het verschil tusschen beide toestanden berust dus geheel op de turgoruitrekking. Daarentegen berusten de windingen, die na de inwerking van het zout overbleven, op een blijvende verlenging, die, zooals wij vroeger gezien hebben (pag. 554) ten deele op een blijvende uitrekking door turgor, ten deele op groei berusten kan. Deze beide laatste factoren kunnen voorloopig niet gescheiden worden.

Brengen wij een rechte rank in het zout, zoo kromt zij zich dikwerf met de bovenzijde concaaf. De verklaring hiervan is zeer eenvoudig. De lengte van de rank berust aan beide zijden, boven en onder, op de som van de door groei verkregen lengte en de turgoruitrekking. In de turgescente rank is, zoolang zij recht is, deze som aan beide zijden gelijk, maar de beide factoren kunnen daarom toch verschillend zijn. Kromt zich nu de rank bij de plasmolyse, dan blijkt daaruit dat de bovenzijde zich sterker verkort dan de onderzijde. M. a. w. de door groei verkregen lengte, de ware lengte (pag. 539), is aan de bovenzijde geringer dan aan de onderzijde, de turgoruitrekking daarentegen boven grooter dan onder.

Na deze beide voorbeelden zal het gemakkelijk zijn, de beteekenis mijner proeven te begrijpen.

Om een helder inzicht in het aandeel van turgoruitrekking en groei aan de bewegingsverschijnselen der ranken te erlangen, heb ik bijna alle verschillende toestanden, waarin zich de ranken aan ons oog kunnen voordoen, aan de plasmolyse onderworpen. Alleen de hyponastische oprolling in den knop heb ik, wegens de kleinheid der ranken, daarvan uitgesloten. Om het overzicht over mijne proeven gemakkelijker te maken, heb ik ze in bepaalde groepen samengevat; deze behandelen achtereenvolgens:

A. De bewegingen der ranken tengevolge van inwendige oorzaken: Epinastische bewegingen.

B. De prikkelbewegingen.

Beide afdeelingen kunnen in onderafdeelingen gesplitst worden. De ranken toch, die aan geen prikkel blootstonden, zijn in drie perioden van haar leven onderzocht en wel α tijdens de opheffing der hyponastische kromming: periode der strekking; β gedurende den tijd dat de ranken recht waren, en γ tijdens de epinastische oprolling aan het einde der groei-periode.

Onder de prikkelbewegingen heb ik als afzonderlijke groepen beschouwd: α de bewegingen na stooten, wrijven, drukken enz.; β de bewegingen tengevolge der blijvende aanraking met steunsels, en eindelijk γ: de teruggaande bewegingen van ranken, wier steunsel men heeft weggenomen. Aan het einde van iedere groep zal een kort overzicht der resultaten gegeven worden.

A. EPINASTISCHE BEWEGINGEN.

α. Periode der strekking.

I. Een zeer jonge in een vlakke spiraal opgerolde rank werd den 4den Augustus in het zout gebracht; behalve de hoofdrank werd er één zijrank aangelaten.

Het aantal windingen bedroeg:

	Hoofdrank.	Zijrank.
Vóór	3	3
Na 2 uur	3¼	3¼
„ 20 „	3¼	—

Dus nam in beiden het aantal windingen door plasmolyse om ¼ toe.

II. Van een iets oudere, eveneens opgerolde, rank werden denzelfden dag een hoofdrank en een zijrank geplasmolyseerd: Aantal windingen:

	Hoofdrank.	Zijrank.
Vóór	$2^3/_4$	3
Na 10 minuten	3	$3^1/_4$
„ 40 „	$3^1/_4$	$3^1/_2$
„ $3^1/_2$ uur	$3^1/_2$	$3^3/_4$

Toeneming in beide gevallen $^3/_4$ winding.

III. Een rank, wier hoofdrank zich reeds tot ruim éene winding had ontrold, werd eveneens denzelfden dag plasmolytisch gemaakt. Een zeer jonge zijrank werd daarbij aan de rank gelaten. Aantal windingen:

	Hoofdrank.	Zijrank.
Vóór	$1^1/_2$	$3^1/_4$
Na $^1/_2$ uur	$1^3/_4$	$3^1/_4$
Na 2 uur	$1^3/_4$	$3^3/_8$
Na 20 uur	2	$3^1/_2$

Dus een toeneming van $^3/_4$, resp. $^1/_4$ winding.

Conclusie.

Het aantal windingen van jonge ranken in de periode der epinastische strekking neemt door plasmolyse toe. De turgoruitrekking is dus aan de bovenzijde steeds grooter dan aan de onderzijde; het verschil is in oudere ranken grooter dan in jongere.

β. Tweede periode; rechte ranken.

IV. Naast een krachtige en rijk vertakte plant van Sicyos werd in den tuin een schaal met zoutoplossing gesteld. Een aantal jonge, rechte zijranken werd voorzichtig afgeknipt en terstond in het zout gebracht. Hier kromden zich N⁰. 1—4 in hun geheel met de bovenzijde concaaf; N⁰. 5, die iets ouder was, bleef in de onderhelft recht en alleen de bovenhelft kromde zich met de bovenzijde concaaf; N⁰. 6, nog ouder, bleef bijna geheel recht, de bovenkant werd slechts zwak concaaf. De krommingen waren zeer wijd en bedroegen in deelen van den cirkelomtrek na ruim $1^1/_2$ uur:

No. 1		1/2 w.
„ 2		1/2 „
„ 3		3/8 „
„ 4		3/8 „
„ 5	(top)	1/2 „
„ 6		bijna recht.

V. Twee rechte ranken van potplanten, die voor dit doel in het laboratorium gebracht waren, bleven bij plasmolyse in de onderhelft geheel recht; de bovenhelft kromde zich met de bovenzijde concaaf in 1/2 uur tot 1/4 resp. 3/8 w. Na 20 uur was deze kromming onveranderd (14 Augustus).

VI. Hoofdranken van een plant in den tuin werden in een schaal met zoutoplossing, die er naast gezet was, gebracht. Ze waren allen recht en kromden zich in het zout met de bovenzijde concaaf; deze kromming strekte zich echter steeds slechts tot de bovenste helft, soms slechts tot een klein gedeelte van den top uit. De krommingen vormden steeds een wijden boog, en bedroegen bij

No. 1.	1/2 w.	over de helft der rank.
„ 2.	1/2 „	„ „ „ „ „
„ 3.	3/4 „	„ „ „ „ „
„ 4.	1/2 „	„ een derde der rank.

Conclusie.

Rechte ranken krommen zich bij plasmolyse in den aanvang geheel, later slechts in de apicale helft, met de bovenzijde concaaf. De turgoruitrekking is dus aanvankelijk overal, later slechts aan den top, aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

γ. Periode der epinastische oprolling.

VII. Rechte ranken werden uit den tuin genomen en elk afzonderlijk in een klein cylinderglaasje met water geplaatst. In omstreeks 24 uur maakten de hoofdranken epinastische krommingen, waarbij de toppen over een lengte van enkele c.M. recht bleven. Toen werden ze in de zoutoplossing gebracht. Hier nam het aantal der windingen, als volgt, af.

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vóór	1/2	2 1/8	4 1/4
Na 15 minuten	0	1/4	2 1/2
„ 35 „	0	1/4	2
„ 2 1/2 uur		0	2

De oorspronkelijk rechte toppen hadden zich met de bovenzijde in omstreeks ½—¾ winding concaaf gebogen.

De epinastische windingen waren dus door plasmolyse bij N°. 1 en 2 volkomen, bij N°. 3 voor iets meer dan de helft verdwenen. De in N°. 3 overgebleven windingen hadden natuurlijk veel grooter diameter dan vóór 't begin der proef; ze strekken zich over ongeveer hetzelfde deel der rank uit.

VIII. Ranken, die zich aan potplanten in de kamer hadden ontwikkeld en geen steunsel hadden gevonden, begonnen zich eindelijk epinastisch op te winden. Zij werden in verschillende stadiën geplasmolyseerd; bij N°. 1 en 2 was de top nog recht, bij N°. 3 en 4 reeds zwak gebogen. Het aantal windingen bedroeg:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.	No. 4.
Vóór	1	1 1/2	2 1/4	3 1/4
Na 1/4 uur	1/2	1	2	2
„ 2 1/4 „	0	3/4	3/4	1.

Het aantal windingen nam dus steeds duidelijk af; daarbij werden de windingen zelven natuurlijk wijder.

IX. Rechte ranken werden kort vóór den aanvang der epinastische kromming uit den tuin gehaald en in kleine cylinderglaasjes met water geplaatst, waar ze, begunstigd door de warmte van het laboratorium, in omstreeks 24 uur zich vrij sterk epinastisch oprolden. Toen werden ze in zout gebracht en verloren hier, in 24 uur, een klein gedeelte hunner windingen.

Het aantal bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1.	13 1/2	11
„ 2.	13	11
„ 3.	12	8
„ 4.	7	6 1/2

X. Den 3den September zocht ik aan eenige potplanten, die gedurende omstreeks 14 dagen in de kamer achter de zuidelijke

vensters stonden, de oudste ranken van welke ik blijkens gemaakte merken wist, dat ze zich in de kamer uit den knoptoestand ontrold hadden, en sedert met geen steunsel zoodanig in aanraking waren gekomen, dat ze het hadden kunnen omvatten. Eenige malen had ik zulke ranken tijdens de epinastische beweging den top tegen den stengel of een blad zien drukken; dit had geen omslingering van het aangeraakte voorwerp, maar wel een omkeering in de richting der epinastische schroefwindingen tengevolge gehad. Deze ranken werden afgeknipt, haar windingen geteld, en als ze een keerpunt hadden, werden de windingen onder en boven afzonderlijk geteld. Onvolledige windingen aan den top werden bij N°. 5 afzonderlijk geteld. Bij de plasmolyse veranderde het aantal der windingen als volgt:

	Vóór de plasmolyse.	Na 1 uur.	Na 5 uur.
No. 1.	4½	4¼	4¼
„ 2.	3¼	3	3
„ 3.	1¼ + 12½	1¼ + 11¾	1¼ + 11½
„ 4.	3½ + 7¼	3½ + 6¾	3½ + 6½
„ 5.	5 + 6	5 + 6	5 + 6
„ 6.	8½	8½	8½
„ 7.	8½	8½	8½

De beide eerste ranken zijn zijranken, vandaar het geringe aantal windingen; de drie volgende hadden een keerpunt, door het teeken + aangegeven; van N°. 5 zijn de losse windingen aan den top niet medegerekend; deze bedroegen 2¼ en verminderden zich tot op ¾.

Deze proef leert ons, dat oude ranken door plasmolyse haar windingen slechts weinig, zeer oude in 't geheel niet verliezen. Daartusschen komen toestanden voor, waarin de windingen aan de basis niet, die aan den top nog wel verminderen.

Conclusiën.

1°. Tijdens den aanvang der epinastische windingen wordt de rechte top door plasmolyse gebogen, met de bovenzijde concaaf; de turgoruitrekking is dus aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

2°. De epinastische windingen gaan in den beginne geheel, later ten deele, eindelijk in het geheel niet meer, door plasmolyse verloren.

Deze buigingen berusten dus aanvankelijk geheel op een toeneming der turgoruitrekking, later ten deele hierop en ten deele op een blijvende verlenging (groei), eindelijk geheel op blijvende verlenging (groei).

B. PRIKKELBEWEGINGEN.

δ. Bewegingen ten gevolge van wrijven, stooten, enz.

XI. Rechte ranken van potplanten werden tienmaal met een metalen staaf voorzichtig langs de onderzijde gewreven, telkens van de basis naar den top gaande. Terstond daarna begonnen zij een zichtbare beweging en krulden zich in ruim één minuut duidelijk op. Toen even daarna de beweging ophield voor het oog zichtbaar te zijn, werden ze in de zoutoplossing gebracht. Het resultaat was als volgt:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vóór	1	1 1/4	1/4
Na 1 uur	1/4	—1/8	—1/2
Na 5 uur	1/4	—	—
Na 24 uur	1/4	—5/8	—1/2

In deze tabel geeft het teeken — vóór een breuk aan, dat bij de kromming de bovenzijde concaaf was; krommingen allen in de apicale helften der ranken.

Men ziet dat in twee gevallen de prikkeling geen blijvende verandering tengevolge had, want de ranken kromden zich even sterk met de bovenzijde concaaf als niet geprikkelde ranken dit plegen te doen (zie IV, V, VI); bij N°. 1 had de prikkeling echter reeds een bij plasmolyse blijvende verandering tengevolge gehad.

XII. Ranken van in het laboratorium gehouden potplanten, geheel recht, werden voorzichtig met een metalen staaf eenige malen tegen de onderzijde gestooten. Terstond daarna begon zich haar top te krommen; toen werden zij in het zout gebracht, waar de beweging nog een oogenblik voortging; zoodra echter het zout indrong, keerde de beweging om. Zoo bereikte N°. 1 twee windingen, en verloor deze door plasmolyse weer tot op 1/8 w. N°. 2 bereikte 3/4 winding. Nadat het zout ruim 1/2 uur had ingewerkt, verdwenen deze geheel en boog zich de top met de bovenzijde concaaf; na ruim 3 uur was de top tot 1/2 zeer wijde winding met de bovenzijde concaaf gekromd.

Dus was in het tweede geval geen blijvende werking van den prikkel na plasmolyse zichtbaar, in het eerste slechts een geringe.

XIII. Twee ranken der kamerplanten hadden zich, ten gevolge van toevallige prikkeling, aan hun top tot enge windingen opgerold. Ze werden toen geplasmolyseerd, en verloren deze windingen in den loop van eenige uren ten deele. Het aantal windingen bedroeg:

	No. 1.	No. 2.
Vóór de plasmolyse	4½	3½
Daarna	3½	2

XIV. Talrijke ranken hadden den 26en Augustus in den tuin, zonder een steunsel gevat te hebben, tengevolge van toevallige prikkeling, zich aan haar top gebogen of tot eenige enge windingen opgerold. Deze ranken werden afgeknipt en in een schaaltje met zoutoplossing gebracht, dat ik naast de plant gezet had. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Na ¼ uur.	Na 2 uur.	Na 4 uur.
No. 1.	¼	0	—½	—½
„ 2.	1	⅜	⅛	⅛
„ 3.	1	¼	¼	¼
„ 4.	2	½	½	½
„ 5.	2	1	1	1
„ 6.	3¾	1	1	½

Bij N⁰. 1 had de topkrulling dus geen bij plasmolyse blijvende verandering teweeggebracht; zij kromde zich even sterk met de bovenzijde concaaf als niet geprikkelde ranken. Bij de overigen was de bij plasmolyse blijvende verandering in het algemeen (ofschoon niet in bijzonderheden) des te grooter, naarmate de topkrulling zelve sterker was.

XV. Den 27en Aug. werd een rank op eenige c.M. afstand van den top zacht tusschen twee vingers een oogenblik gedrukt, en daarna aan haar lot overgelaten. Op de aangeraakte plaats kromde zij zich in ongeveer een half uur tot 1⅛ vrij enge winding op. Toen geplasmolyseerd, verloor zij de kromming in 4 uur tot op ¼ w. en bleef zoo gedurende 24 uur. De top dezer rank, tijdens de prikkeling recht, bleef vóór en na de plasmolyse recht.

Conclusie.

De bewegingen, die ranken tengevolge van zwakke voorbijgaande prikkels (wrijven, stooten, drukken) maken, gaan, als zij gering zijn, door plasmolyse geheel verloren; de rank kromt zich met de bovenzijde concaaf even goed als of zij niet geprikkeld ware. Is de beweging aanzienlijker, of heeft zij langer geduurd, dan blijft een gedeelte der kromming bij de plasmolyse over.

Deze bewegingen berusten dus in het eerste geval uitsluitend op turgoruitrekking, in het tweede ten deele op turgoruitrekking en ten deele op blijvende verlenging (groei).

ε. *Omwinding van steunsels.*

XVI. Den 4en Augustus hadden een twaalftal potplanten, die vóór een paar dagen in het laboratorium genomen waren, een aantal rechte ranken ontwikkeld. Ik plaatste tegen sommige dezer ranken, op eenigen afstand van den top, een ijzerdraad (van 2 m.M. dikte), tegen één (N°. 4) een glazen buis van 5 m.M. dikte, en drukte deze steunsels zacht tegen den onderkant der ranken aan. In even korten tijd maakten de ranken tengevolge hiervan een beweging; zij bogen zich in een scherpen hoek of kromden zich geheel om het steunsel. Na eenigen tijd werden ze van de plant afgeknipt en hetzij met, hetzij zonder haar steunsel in de zoutoplossing gebracht. De duur van de aanraking met het steunsel bedroeg bij N°. 1 ¼ uur, bij N°. 2—4 ½ uur, bij No. 5 drie uur. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1.	1/4	0
„ 2.	1/4	0
„ 3.	3/4	1/8
„ 4.	1 1/8	1/4
„ 5.	2 1/2	1

De toppen kromden zich bij de plasmolyse met den bovenkant concaaf, het zóó gekromde gedeelte bereikte bij N°. 1 en 2 het punt van aanraking met het steunsel, bij de overigen niet. Deze kromming van den top bedroeg bij N°. 1: ¾ w., bij N°. 2: ½ w.; zij was dus even sterk als zij in niet geprikkelde ranken pleegt te zijn (IV, V, VI).

Men ziet dus dat bij zwakke prikkeling de kromming uitsluitend

op turgoruitrekking, bij sterkere ten deele ook op blijvende verlenging (groei) berust.

XVII. Den 5den Augustus werd de vorige proef met twee rechte ranken herhaald. N°. 1 wond zich in ruim ½ uur tot ¾ winding, N°. 2 in 4 uur tot 3 windingen, beide om ijzerdraden van 2 m.M. dikte. Het resultaat der plasmolyse was de volgende afneming van het aantal windingen:

	Vóór de plasmolyse.	Na ½ uur.	Na 1½ uur.	Na 24 uur.
No. 1.	¾	¼	⅛	0
„ 2.	3	2¼	1¾	1¾

De top van N°. 1 krulde zich met de bovenzijde concaaf tot omstreeks ⅜ winding, doch slechts over een paar c.M. lengte. De windingen van N°. 1 lagen zoo vast aan den ijzerdraad aan, dat het niet mogelijk was ze er af te schuiven; na een verblijf van ½ uur in het zout waren ze zooveel wijder geworden, dat dit gemakkelijk geschieden kon.

Deze proef bevestigt het resultaat der voorgaande.

XVIII. Rechte ranken van kamerplanten werden den 26sten Augustus gedurende korten tijd, meestal slechts eenige minuten, met een ijzerdraad van 12 m.M. dikte zóó in aanraking gebracht, dat ze zich daarom begonnen te krommen. Daarna werden ze afgeknipt en in de zoutoplossing gebracht. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1.	½	—¾
„ 2.	⅝	0
„ 3.	¾	¼
„ 4.	1¼	⅛
„ 5.	1¼	⅜

In N°. 1 en 2 verdween de bocht geheel, N°. 1 kromde zich in haar geheele lengte met de bovenzijde concaaf, alsof zij niet geprikkeld geweest was; in N°. 2 krulde zich een klein deel aan den top in ¾ winding met de bovenzijde concaaf; tusschen dit deel en het punt van aanraking met het steunsel bleven eenige c.M. recht.

Evenals in de voorgaande proeven, zien wij ook hier, dat de prikkelbeweging aanvankelijk alleen op turgoruitrekking, later ook op blijvende verlenging (groei) berust.

XIX. Een rank had in den tuin drie windingen om een steunsel gemaakt; toen werd zij afgeknipt en in de zoutoplossing gebracht; hier ontwond zij zich in bijna twee uur tot $1\frac{1}{4}$ winding, die zij verder behield.

XX. Den 3den September werden een aantal rechte ranken uit den tuin gehaald, in cylinderglaasjes gezet, en toen ze na vier uren nog recht waren, met ijzerdraden op de gebruikelijke wijze in aanraking gebracht. Ze kromden zich in 5—15 minuten en werden toen in het zout gebracht. Hier veranderde het aantal windingen, als volgt:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1.	$^3/_8$	$^1/_8$
„ 2.	$^5/_8$	$^1/_8$
„ 3.	1	$^1/_8$

Het punt van aanraking lag op 1—2 c.M. afstand van den top; dit gedeelte bleef bij de plasmolyse recht. Daarentegen kromde zich het middengedeelte der rank daarbij met de bovenzijde zwak concaaf.

Een volledig verdwijnen der gemaakte krommingen door plasmolyse vond hier niet plaats.

XXI. Voor deze proef werden twee ranken uitgekozen, wier basis reeds begonnen had zich in wijde windingen epinastisch op te rollen doch wier toppen nog recht waren. Ze werden in den tuin afgesneden, en in cylinderglaasjes met water staande, met ijzerdraden van de gewone dikte in aanraking gebracht. N°. 1 bleef daarmede 5, N°. 2 15 minuten in aanraking. De verandering van het aantal windingen was de volgende:

		Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1.	Epin. kromming	$^3/_4$	$^1/_2$
	Prikkelbeweging	$^5/_8$	$-^1/_4$
„ 2.	Epin. kromming	$2^1/_2$	1
	Prikkelbeweging	$1^1/_4$	$^1/_8$

De epinastische beweging werd dus ten deele, de prikkelbeweging in N°. 1 zoo goed als geheel, in N°. 2 ten deele, door de plasmolyse opgeheven.

XXVII. Ranken zijn in de onderste, basale helft minder prikkelbaar dan in de bovenste; de bewegingen geschieden daar lang-

zamer. Om ook deze bewegingen volgens mijne methode te onderzoeken, heb ik den 3den September talrijke rechte ranken uit den tuin genomen en in cylinderglaasjes met een weinig water geplaatst. Zij rustten hierbij telkens op twee zijranken, die schuins tegen den rand van het glas steunden. Deze maakten om den rand van 't glas in 4½ uur zeer schoone krommingen, meest op 1—2 c.M. afstand van de basis. Toen werden zij in de zoutoplossing gebracht, en verloren daar hare kromming ten deele, gelijk uit de volgende cijfers te zien is. De grootte der kromming bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1 en 2.	½	¼
„ 3.	¼	⅛
„ 4 „ 5.	⅜	¼

In allen kromde zich de apicale helft met de bovenzijde concaaf.

Men ziet dat de krommingen, in zoo langen tijd ontstaan, ofschoon zwak, toch slechts voor een klein deel door plasmolyse verloren gingen.

XXIII. Tot nu toe heb ik uitsluitend krommingen beschreven, die om het steunsel gemaakt waren; thans wensch ik ook diegene te onderzoeken, die de rank, na een steunsel te hebben omwonden, tusschen dit en haar basis maakt, en waardoor zij, gelijk bekend is, met groote kracht den tak naar het steunsel toe beweegt. Deze windingen zijn in zooverre gevolgen van den prikkel, als zij vroeger en op andere wijze intreden dan de epinastische krommingen bij afwezigheid van prikkels zouden doen.

Talrijke ranken, die vóór korteren of langeren tijd een steunsel omwonden hadden, werden met dit steunsel afgesneden en uit den tuin in het laboratorium gebracht, waar ze terstond in de zoutoplossing kwamen. Hier werden ze eerst na 20 uur weer onderzocht. Alleen de windingen tusschen basis en steunsel, niet de om het steunsel gemaakten, werden geteld; de ligging van keerpunten is door het teeken + aangegeven; het eerste cijfer is het aantal windingen tusschen de basis en het eerste keerpunt. Het aantal windingen bedroeg:

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 1.	2	1½
„ 2.	2½	½ + 1
„ 3.	2 + 2	½ + 1

	Vóór de plasmolyse.	Daarna.
No. 4.	5 + 11	4 + 8½
„ 5.	10 + 9	7 + 6
„ 6.	11 + 12	10½ + 11
„ 7.	6½ + 6 + 2 + 2	6½ + 6 + 1½ + 2
„ 8.	3 + 3	2½ + 2½
„ 9.	1 + 5 + 4	½ + 4 + 3
„ 10.	6½ + 7½ + 1	6½ + 7½ + 1
„ 11.	7 + 9 + 1½ + 8 + 8	7 + 9 + 1½ + 8 + 8
„ 12.	14½ + 17	14½ + 17
„ 13.	8½ + 8½	8½ + 8½

No. 1—4 waren jonge, No. 5—9 oudere, No. 10—13 zeer oude ranken. Men ziet dat in N°. 1—4 het aantal windingen door plasmolyse geringer geworden is; de windingen zelven waren daarmede overeenkomstig wijder geworden. In de oudere ranken N°. 10—13 is het aantal windingen door de plasmolyse niet veranderd.

Conclusiën.

1°. Geringe krommingen om steunsels gaan door plasmolyse geheel verloren; de rank kromt zich met de bovenzijde concaaf als of zij niet geprikkeld ware. Zulke krommingen berusten dus geheel op turgoruitrekking.

2°. Sterkere krommingen om het steunsel, en de eerste krommingen tusschen het steunsel en de basis der rank verdwijnen bij de plasmolyse ten deele; zij berusten dus ten deele op turgoruitrekking, ten deele op blijvende verlenging (groei).

3°. Oudere krommingen tusschen het steunsel en de basis der rank blijven bij plasmolyse geheel onveranderd, zij berusten dus geheel op blijvende verlenging (groei).

ζ. Teruggaande beweging na wegnemen van het steunsel.

XXIV. Asa Gray heeft opgemerkt, dat de ranken van Sicyos, na een korte prikkeling aan zich zelven overgelaten, eerst zich krommen, doch daarna zich allengs weer strekken. Deze proef, die gemakkelijk te herhalen is, gaf mij aanleiding om te onderzoeken, welk aandeel de turgoruitrekking aan de teruggaande beweging mocht hebben. Deze en de beide volgende proeven hebben de beantwoording van deze vraag ten doel.

In de eerste plaats heb ik twee rechte ranken van planten die in de kamer stonden, voorzichtig tienmaal met een metalen staaf langs de onderzijde gewreven, telkens van de basis naar den top gaande. Terstond daarna begonnen de ranken zich te krommen en bereikten in ruim een minuut 1¼, resp. ⅞ winding. Daarna gingen ze langzaam terug en hadden na een kwartier nog slechts ½ en ⅝ winding. Toen werden ze in de zoutoplossing gebracht; hierin veranderden zij hare kromming in 't geheel niet, ook niet in den loop van 20 uur. Even oude, niet geprikkelde ranken zouden zich met de bovenzijde concaaf gekromd hebben.

Tijdens de teruggaande beweging is dus de turgoruitrekking aan de bovenzijde even groot als aan de onderzijde.

XXV. Den 14en Augustus bracht ik twee rechte ranken van potplanten in de kamer aan haar onderzijde met een ijzerdraad in aanraking. Na een kwartier hadden ze ½, resp. ¼ winding gemaakt; toen nam ik de steunsels weg. De nawerking duurde omstreeks 10 minuten; de ranken bereikten daardoor 2, resp. 1½ winding; toen begon de teruggaande beweging. Na ruim ½ uur was er nog slechts ½, resp. ¼ winding over; toen werden beide ranken in de zoutoplossing gebracht. Hier ging nog een verder gedeelte dezer kromming verloren; na ½ uur hadden beiden nog slechts ⅛ winding. Bij N°. 1 ging ook deze verloren en kromde de rank zich met de bovenzijde concaaf; bij N°. 2 bleef ook na 24 uur deze ⅛ winding (met de bovenzijde convex) over.

In beide gevallen was dus de turgoruitrekking aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde, bij N°. 2 slechts weinig, bij N°. 1 was het verschil zeer belangrijk.

XXVI. Den 27en Augustus liet ik twee rechte ranken van kamerplanten zich om een steunsel krommen, nam dit na korten tijd weg en liet de ranken weer geheel recht worden. Ze hadden ⅛, resp. 1 winding gemaakt en verloren. Zoodra ze recht waren (na 1½, resp. 2 uur), werden ze in de zoutoplossing gebracht. Hierin kromden zij zich met de bovenzijde concaaf tot omstreeks ½ w., dus even sterk als of ze nooit geprikkeld geweest waren.

Conclusie.

Wanneer ranken, na wegneming van een steunsel, teruggaan, is na eenigen tijd de turgoruitrekking aan de bovenzijde even groot als aan de onderzijde. Nog vóórdat de rank recht wordt, is de turgoruitrekking aan de bovenzijde weêr grooter dan aan de onder-

zijde; is zij recht, dan is ook het oorspronkelijke verschil in turgoruitrekking weer aanwezig.

Algemeene conclusie.

Trachten wij thans alle verschillende resultaten, waartoe de in dit hoofdstuk beschreven proeven geleid hebben, zoo overzichtelijk mogelijk samen te vatten, zoo hebben wij de beide volgende empirische regels.

1°. *Gedurende het geheele leven der rank is de turgoruitrekking aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.*

Uitzondering hierop maken de basale helften van rechte ranken tijdens het laatste gedeelte der gestrekte periode, de ranken die na wegneming van een steunsel de teruggaande beweging maken, op zekere hoogte van deze beweging, en eindelijk oude geheel opgerolde ranken. In deze gevallen is de turgoruitrekking aan beide zijden even groot. De allerjongste toestanden der ranken werden niet onderzocht.

2°. *Zoowel de prikkelbeweging als de epinastische kromming berusten:*

a. *in den aanvang alleen op turgoruitrekking.*
b. *gedurende het grootste gedeelte der beweging zoowel op turgoruitrekking als op blijvende verlenging (groei);*
c. *in den volwassen toestand alleen op blijvende verlenging (groei).*

Het kan, met het oog op deze feiten, aan geen twijfel meer onderhevig zijn, hoe het antwoord op de in den aanvang gestelde vraag moet luiden. Dit antwoord is:

De bewegingen der ranken, zoowel de epinastische als de prikkelbewegingen, worden door een toeneming der turgoruitrekking aan die zijde, die zich het sterkst gaat verlengen, veroorzaakt. De verlenging door turgoruitrekking heeft eerst bij overschrijding van een zekere grens een blijvende verlenging (groei) ten gevolge. Aan het einde der beweging gaat eindelijk de geheele turgoruitrekking in blijvende verlenging (groei) over.

Hieruit ontstaat nu als van zelve de vraag, aan welke nadere oorzaken de toeneming der turgoruitrekking toe te schrijven is. Aan de beantwoording dezer vraag zullen de beide volgende hoofdstukken gewijd worden.

Vóór wij daartoe overgaan, zij het mij vergund, de groeikrommingen der ranken, volgens het zooeven gewonnen standpunt, kort te schetsen.

Zoolang de jonge rank in den knop zich hyponastisch oprolt, is de turgoruitrekking aan de onderzijde waarschijnlijk grooter dan aan de bovenzijde, en veroorzaakt dit verschil den snelleren groei der onderzijde en dus de hyponastische kromming. Doch deze periode heb ik niet onderzocht. Aan het einde der periode komt dan waarschijnlijk een oogenblik, waarop de turgoruitrekking aan beide zijden gelijk is; dan wordt zij aan de bovenzijde grooter en veroorzaakt een snelleren groei dezer zijde en daarmede de langzame strekking der rank. Wordt nu de rank recht, dan is de turgoruitrekking den groei aan de bovenzijde nog altijd meer vooruit dan aan de onderzijde, maar dit verschil wordt, van de basis af, allengs minder en minder. Gedurende dezen tijd houden de uitrekkende krachten van boven- en onderzijde evenwicht; in dezen toestand is de rank prikkelbaar. De werking van den prikkel bestaat daarin, dat zij plotseling den turgor aan de bovenzijde verhoogt; daardoor wordt het weefsel hier uitgerekt en kromt zich de rank. Is de kromming gering, dan is de uitrekking elastisch; is zij grooter, dan is zij ten deele blijvend — zij wordt door groei gefixeerd. Duurt de prikkelbeweging lang voort, dan neemt steeds de turgoruitrekking der bovenzijde toe, de groei dezer zijde volgt langzaam; houdt eindelijk de vermeerdering der turgoruitrekking op, dan wordt de geheele kromming door den groei gefixeerd.

Duurt de werking van den prikkel slechts korten tijd, dan houdt de snelle toeneming van den turgor aan de bovenzijde weldra op. Daarop volgt een relatieve vermindering der turgoruitrekking aan de bovenzijde, waarschijnlijk door toeneming der turgoruitrekking aan de onderzijde veroorzaakt; na eenigen tijd is deze grootheid aan beide zijden even groot; dan neemt zij aan de bovenzijde weêr toe, en als de rank recht is, is het normale verschil weêr hersteld.

Omwindt de rank geen steunsel, dan begint na eenigen tijd in de basale helft de turgor der bovenzijde toe te nemen, en veroorzaakt daardoor een uitrekking dier zijde en het begin der epinastische kromming. Ook deze kromming wordt allengs door groei gefixeerd; de turgor gaat echter voort de rank verder op te rollen en de bestaande windingen te vervangen. Heeft hij eindelijk zijn werk voltooid, dan wordt alles door groei gefixeerd.

V. *Over het aandeel van de turgorkracht en de rekbaarheid aan de prikkelbewegingen der ranken.*

Het is Hofmeister's verdienste, aangetoond te hebben, dat in groeiende plantendeelen de weefsels zich differentieeren in zulke, die krachtig streven zich te verlengen, en in andere, die daardoor passief uitgerekt worden, en aan het streven naar uitzetting van gene een weerstand bieden [1]). Als uitzettend weefsel fungeert in het algemeen het parenchym, als weerstand biedende, passief gerekte, organen voornamelijk de opperhuid, het onderhuidsche weefsel en de vaatbundels. In den toestand van rust houden beide complexen van krachten elkander in evenwicht.

Wordt dit evenwicht in eenig orgaan aan ééne zijde gestoord, dan zal daarvan noodzakelijker wijze het gevolg zijn, dat het orgaan een kromming maakt. Op dit beginsel berusten volgens Hofmeister in het algemeen de krommingen van groeiende organen, van welke hij in 't bizonder de geotropische en heliotropische bestudeerde.

Het is duidelijk, dat, nu een ongelijke groeisnelheid der verschillende kanten, blijkens de resultaten van het vorige hoofdstuk, als primaire oorzaak der krommingen is uitgesloten, het bedoelde evenwicht op tweeërlei wijze kan worden verbroken, en wel ten eerste door een toeneming der uitzettende kracht van het parenchym en ten tweede door een vermindering van den weerstand der overige weefsels.

Welke van deze beide grootheden wordt bij groeikrommingen primair veranderd? Ziedaar de vraag, wier beantwoording thans voor ons noodzakelijk is.

De pogingen van Hofmeister, om het gewenschte antwoord te vinden, lijden aan vele gebreken [2]), en zijn ten deele verouderd; den belangstellenden lezer verwijs ik daarom naar zijne hierboven geciteerde verhandeling.

Het is duidelijk, dat de beantwoording der gestelde vraag in dit opstel in de eerste plaats voor de ranken van Sicyos moet worden geleverd; maar even duidelijk is het, dat het antwoord voor alle groeikrommingen, zoowel voor de geotropische, heliotropische en prikkelbewegingen, als ook voor de nutatiën en epinastische buigingen in hoofdzaak hetzelfde moet zijn. Wij hebben

---

1) Hofmeister, *Berichte der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.* 1859 en 1860.

2) Zie hierover o. a. Sachs *Handbuch d. Experimentalphysiologie,* p. 505.

dus geenszins eenvoudig met een bizonder geval, maar met een voorbeeld voor een zeer algemeenen regel te doen.

Om deze reden zij het mij vergund, aan de beschrijving mijner proeven eenige meer algemeene beschouwingen te laten voorafgaan.

Onderzoeken wij in de eerste plaats den graad van waarschijnlijkheid van een vermindering van den weerstand der uitgerekte weefsels, dus van een vermindering der elasticiteit, gepaard met een toeneming der rekbaarheid.

Deze zijn in onze ranken de epidermis, het hypodermale collenchym en de vaatbundels der bovenzijde; in talrijke groeiende plantendeelen voegt zich daarbij nog, als een zeer belangrijke factor, de vaatbundelscheede. Om eenigszins snelle krommingen te kunnen verklaren, zou men in het aangenomen geval moeten veronderstellen, dat al deze organen gelijktijdig rekbaarder werden: een hypothese, die zonder twijfel zeer onwaarschijnlijk is. Wil men slechts in één der genoemde organen de rekbaarheid laten toenemen, dan zou dit orgaan in verschillende gevallen een ander moeten zijn. In de ranken van Sicyos ligt de hoofdweerstand klaarblijkelijk in het hypodermale collenchym; vele groeiende organen bezitten geen collenchym. Meestal biedt de vaatbundelscheede den meesten weerstand tegen de uitrekking; deze ontbreekt bij Sicyos. In de bladen van Allium Cepa is het volgens Hofmeister alleen de epidermis, die bij de geotropische krommingen een weerstand biedt. Men zou deze voorbeelden gemakkelijk kunnen vermeerderen, en aantoonen, dat voor elk der passief gerekte weefsels er gevallen te noemen zijn, waarin het, zoo niet alleen, dan toch bijna uitsluitend het weerstand biedende orgaan is. In elk dezer weefsels zou dus noodzakelijkerwijze de rekbaarheid door de inwerking van prikkels moeten kunnen toenemen.

Plaatsen wij hier tegenover het andere geval, en nemen wij aan, dat de uitrekkende kracht der actieve deelen toeneemt. Als zoodanig treedt in alle groeiende deelen alleen het parenchym op; alleen dit heeft, in vergelijking met de andere weefsels, een zeer krachtig uitzettingsvermogen. In de veronderstelling, dat de uitzettende kracht bij de groeikrommingen toeneemt, verkrijgen wij dus voor alle gevallen eenzelfde en zeer eenvoudige oorzaak.

De prikkelbewegingen der ranken van Sicyos vinden onder gunstige omstandigheden uiterst snel, soms plotseling plaats. Is het denkbaar, dat de rekbaarheid der passief gerekte weefsels zoo plotseling toenemen kan? Deze rekbaarheid is een eigenschap der

celwanden. Noch de gecuticulariseerde wanden der epidermiscellen, noch de dikke wanden van het collenchym, noch eindelijk de protoplasmalooze ring- en spiraalvaten der vaatbundels maken den indruk van voor plotselinge spontane veranderingen in hun rekbaarheid vatbaar te zijn.

Daarentegen weten wij door de beroemde onderzoekingen van Brücke, dat in de gewrichten der bladstelen van Mimosa pudica het parenchym de zetel van de oorzaak der bewegingen is; de veranderingen van het watergehalte der parenchymcellen veroorzaken de bekende prikkelbewegingen van het kruidje-roer-mij-niet.

Evenzoo speelt bij de weefselspanning en bij den lengtegroei het parenchym een actieve rol, de overige weefsels gedragen zich daarbij tegenover het parenchym steeds passief.

Uit deze beschouwingen volgt, dat de veronderstelling, dat de rekbaarheid der passief gerekte weefsels bij groeikrommingen zou toenemen, tot zeer gecompliceerde en onwaarschijnlijke voorstellingen leidt, terwijl een toeneming van de uitrekkende kracht van het parenchym een uiterst eenvoudige verklaring der verschijnselen kan geven.

Oorzaak van zulk een toeneming der uitrekkende kracht van het parenchym kan klaarblijkelijk alleen een toeneming van de turgorkracht zijn, d. i. van de kracht, waarmede de inhoud water uit zijn omgeving aantrekt. Noch een verandering in de rekbaarheid van de celwanden van het parenchym, noch een verhooging van den weerstand van het protoplasma tegen den doorgang van het celvocht, zou zulk een toeneming kunnen verklaren. De celwanden van het parenchym zijn, gelijk uit de aanzienlijke verlenging van mergprismen uit groeiende plantendeelen in water blijkt, zoo uiterst rekbaar, dat een toeneming hunner rekbaarheid de uitzettende kracht van het parenchym niet merkbaar zou kunnen verhoogen; ook is zulk een verandering om meer dan één reden even onwaarschijnlijk als een toeneming van de rekbaarheid der celwanden van de passief gerekte weefsels.

Een verhooging van den weerstand van het protoplasma is op zich zelf geenszins onwaarschijnlijk. Daar uit mijne vroegere onderzoekingen bekend is [1]), dat deze weerstand een vereischte voor het tot stand komen van den turgor is, spreekt het van zelf, dat de grootte van dezen weerstand op de grootte van den turgor een bepaalden invloed zal uitoefenen. Bij een gegeven turgor-

1) Zie pag. 86.

kracht toch, zal het van den weerstand van het protoplasma afhangen, hoe groot de turgor zal kunnen worden, d. i. welke maximale hoogte hij zal kunnen bereiken. Een verhooging van den weerstand zou dus een vergrooting der cellen mogelijk maken.

Bij eenig nadenken ziet men echter allicht in, dat deze redeneering slechts voor bepaalde gevallen juist is. Denken wij ons den weerstand van het protoplasma zóó groot, dat de elastische spanning der celwanden niet in staat is, vocht uit de cel naar buiten te persen. In dit geval zal een vergrooting van den weerstand van het protoplasma natuurlijk volstrekt zonder gevolg voor den turgor der cel zijn. Alle verschijnselen wijzen er op, dat in het parenchym van groeiende cellen deze toestand verwezenlijkt is.

Door de medegedeelde beschouwingen verkrijgt ons vraagstuk echter een hooger gewicht. Want het onderzoek naar het weefsel, waarin de gezochte kracht zetelt, beslist tegelijkertijd over de natuur dezer kracht. Wij kunnen onze vraag dus zoo formuleeren: *Is een toeneming van de turgorkracht van het parenchym, dan wel een vermindering van de elastische spankracht der passief uitgerekte weefsels, de oorzaak van de prikkelbewegingen der ranken?*

Wil men deze quaestie langs experimenteelen weg beslissen, zoo bestaat daartoe, zoover mij bekend, geen ander middel dan een mechanische isoleering der beide groepen van weefsels. Deze scheiding, in de meeste gevallen praktisch niet of bijna niet uitvoerbaar, kan bij de ranken van Sicyos bijna zonder moeite worden ten uitvoer gebracht.

Dit blijkt gemakkelijk uit hetgeen wij in ons IIIde hoofdstuk over den anatomischen bouw van het bovenste gedeelte der ranken hebben medegedeeld. Wij hebben toen gezien dat de epidermis, het collenchym en de vaatbundels der onderzijde, de neutrale as der krommingen in zich opnemen, en dus bij deze bewegingen een ondergeschikte, waarschijnlijk geheel passieve, rol spelen. Daarop volgt, naar boven toe, overal het parenchym, en eerst aan den bovenkant vinden wij weer, onder de epidermis, twee dunne collenchymstrengen en twee zwakke vaatbundels. Deze zijn terweerszijden van de gleuf, die op den bovenkant in het midden loopt, zóó geplaatst, dat men gemakkelijk door een scherpe snede, evenwijdig aan de bovenzijde, de epidermis, de beide collenchymstrengen en vaatbundels kan afsnijden, zonder al te veel van het parenchym weg te nemen. Dat een klein gedeelte van het parenchym bij deze operatie verloren gaat, is natuurlijk onvermijdelijk, het hindert echter bij de mede te deelen proeven niet. Het is ge-

makkelijk, zich door mikroskopisch onderzoek van de afgesneden bovenlamellen, te overtuigen of werkelijk alle passief gerekte deelen op voldoende wijze verwijderd zijn.

Het is nu slechts de vraag, op welke wijze de zóó geopereerde ranken voor de te nemen proeven gebruikt kunnen worden. Want, laat men ze in de lucht liggen, dan verwelken ze zoo snel, dat ze weldra onbruikbaar zijn, en werpt men ze, om de verdamping te voorkomen, in water, dan neemt het parenchym dit op, en de rank rolt zich tot enge windingen op en wordt daardoor meestal ongeschikt voor ons doel.

Ook in deze moeilijkheid heb ik in het gebruik van zoutoplossingen een middel gevonden om mijn doel te bereiken.

In ons derde hoofdstuk hebben wij de inwerking van zwakke zoutoplossingen op ranken leeren kennen, en gezien dat een chloornatriumoplossing van 1 pCt. de ranken niet verkort, terwijl een oplossing van hetzelfde zout van 2 pCt. wel een verkorting teweeg brengt. In beiden echter staat het leven der ranken niet stil, integendeel, zij gaan daarin voort te groeien. Hierop steunende, heb ik getracht een zoutoplossing te vinden, die de weefselspanning van gespleten ranken niet verandert. Hiertoe werden ranken in kleine stukjes gesneden, deze volgens het mediaanvlak gespleten, zoodat beide helften aan het ondereinde nog aan elkander verbonden bleven, en hierop de stukjes in chloornatriumoplossingen van 1, 1½, 2 en 3 pCt. gebracht. In de drie laatste zoutoplossingen verloren de stukjes terstond de krommingen, die zij bij het splijten hadden aangenomen, in de sterkere kromden zij zich zelfs zwak in de tegenovergestelde richting, met het parenchym concaaf. In de 1 pCt. oplossing veranderde daarentegen de kromming niet, evenmin in de jongere als in de oudere deelen der rank. Hetzelfde resultaat vond ik met ranken, in welke door een axiel vlak loodrecht op het mediaanvlak, de bovenhelft van de onderhelft afgespleten was.

Een zoutoplossing van 1 pCt. verandert dus de weefselspanning niet; dit was trouwens te verwachten, daar wij wisten dat zij ook de totale lengte der gave rank niet verandert. Wij moeten dus de geopereerde ranken in 1 pCt. chloornatrium brengen, en kunnen ze dan daarin bestudeeren.

Gaan wij echter vooraf na, hoe zich niet geopereerde ranken in deze zoutoplossing gedragen.

In de eerste plaats is het noodig te weten, of het verblijf in de vloeistof soms zelf als prikkel werkt. Om deze vraag te beant-

woorden, bracht ik rechte ranken uit den tuin in het laboratorium, liet ze daar gedurende vijf uur in een glaasje met water rustig staan, om alle werking van mogelijke vroegere prikkels te doen verdwijnen. Ze bleven geheel recht en nu werden sommige voorzichtig in een schaal met Na Cl 1 pCt., andere even voorzichtig in een schaal met water gebracht. Na ruim drie uur waren allen noch recht; na 27 uur hadden zij zich in talrijke windingen epinastisch gekromd, in eenige der grootere ranken in 't water was de top nog over een lengte van een paar Cm. recht, bij die welke in het zout waren gebracht was de top reeds gebogen, doch iets minder sterk dan de overige deelen der rank. Men ziet dus, dat het verblijf in water of in zwakke zoutoplossing niet als prikkel werkt; anders zou toch de op pag. 544 beschreven topkrulling onvermijdelijk zijn ingetreden.

In de tweede plaats heb ik onderzocht, of de ranken in 1 pCt. Na Cl haar prikkelbaarheid behouden. Ik heb daartoe de volgende proeven genomen.

I. Een rank van een potplant in het laboratorium werd zonder haar af te snijden of aan te raken in een bak met de zoutoplossing gedompeld en toen de tak met een klem zoo vastgehouden, dat de rank er in bleef, zonder de wanden van het vat aan te raken. De rank was geheel recht, en bleef zoo gedurende 20 minuten. Nu werd zij uit de oplossing genomen, en 20-maal voorzichtig met een metalen staaf langs de onderzijde gewreven; terstond daarna begon zij een zichtbare beweging te maken, en in ruim ééne minuut bereikte haar top 2¾ windingen, die na 5 minuten tot 3 windingen waren toegenomen. Toen ging zij allengs terug en had na twee uur nog slechts één winding.

II. Vier fraaie rechte ranken van potplanten werden geheel op dezelfde wijze behandeld, maar bleven gedurende 2½ uur in de zoutoplossing. Toen ze er uitgenomen werden, waren ze nog recht. Nu werden ze door wrijven langs de onderzijde geprikkeld en kromden zich daarbij op de gewone wijze tot het volgende aantal windingen:

	Aantal malen dat de ranken gewreven werden	Kromming in 2 min.	In 10 min.
I.	10	1 w.	1 w.
II.	20	1 „	1 ¼ „
III.	20	1 ¼ „	1 ¼ „
IV.	20	1 ¾ „	1 ¾ „

De beweging was als zoodanig zichtbaar.

III. Een rechte rank, voorzichtig uit den tuin gebracht, werd 40 minuten in een schaal in de zoutoplossing gelaten. Ze vertoonde toen een geringe kromming van omstreeks ¼ w., en werd nu 20-maal langs de onderzijde gewreven, tengevolge waarvan haar top zich tot een volle winding oprolde.

IV. Een andere, eveneens uit den tuin gehaalde rechte rank werd, met de bovenkant onder, in een schaaltje met zoutoplossing gelegd. Na een kwartier legde ik dwars op het jongste deel der rank een dunne glasbuis; de rank krulde zich in ¾ uur, in het vocht in omstreeks één winding om de buis.

Uit deze proeven volgt, dat ranken in 1 pCt. chloornatrium hunne gewone prikkelbaarheid behouden.

In het derde hoofdstuk heb ik, onder den naam van topkrulling het verschijnsel beschreven, dat ranken, tengevolge van zwakke prikkels, van aanraking bij bewerkingen enz., zich aan den top opkrullen. Dit verschijnsel vertoonen ranken in zwakke zoutoplossingen veel sterker dan in de lucht; de reden hiervan kan eerst in het volgende hoofdstuk worden beschreven, thans wensch ik alleen het feit door eenige proeven te doen kennen. Wij zullen weldra zien van welk belang dit feit voor de oplossing der gestelde vraag is.

In de eerste plaats herinner ik aan de reeds vroeger, p. 550, beschreven proeven over den groei van ranken in 1 pCt. zoutoplossing, waarbij de toppen der ranken zich tengevolge der herhaalde metingen in talrijke enge windingen oprolden.

Verder heb ik een proef genomen op de wijze als op de beide vorige bladzijden voor I en II is beschreven, doch de rank niet zoo voorzichtig behandeld als in die proeven. Zij krulde zich dientengevolge in het zout in 20 minuten in 1¾ winding op.

Eindelijk heb ik herhaaldelijk ranken volgens het mediaanvlak overlangs doorgesneden en in 1 pCt. zoutoplossing gebracht. Dit had steeds een oprolling der jongste deelen in zeer enge windingen tengevolge, waarbij telkens de bovenkant der halve rankstukken den convexen kant der windingen innam. Vóór het doorsnijden, moesten de ranken op de onderzijde plat gelegd worden; dit was de oorzaak van den prikkel.

Topkrulling van geheele ranken, die in 1 pCt. chloornatrium bewaard werden, en van tijd tot tijd werden aangeraakt of er uitgenomen om ze te onderzoeken, heb ik in tal van proeven als een uiterst gewoon verschijnsel leeren kennen.

Deze proeven leeren ons, dat alleen bij een zeer voorzichtige

behandeling der ranken, en een algeheel vermijden van aanraking der onderzijde met andere voorwerpen, de ranken in de zwakke zoutoplossing recht blijven, in alle andere gevallen krult zich de top daarin min of meer op. Daar nu bij de operatie der ranken een aanraking natuurlijk onvermijdelijk is, zal men, ten minste in den regel, moeten verwachten, dat de topkrulling als gevolg der prikkeling bij de operatie zichtbaar wordt, zoo ten minste de ranken bij de operatie haar prikkelbaarheid behouden.

Uit het bovenstaande volgt dus, dat het onderzoek van geopereerde ranken in een 1 pCt. chloornatriumoplossing in staat is, ons het antwoord op de gestelde vraag te geven, en wel door de experimenteele beantwoording der beide volgende vragen:

1°. Krullen geopereerde ranken zich in de genoemde zoutoplossing tengevolge der operatie op.

2°. Kan men geopereerde ranken in die zoutoplossing door prikkeling een zichtbare of ten minste snelle beweging laten maken?

Bevestigen de proeven beide vragen, dan meen ik de hoofdvraag eveneens als beslist te mogen beschouwen.

Ik laat thans de proeven ter beantwoording dezer beide vragen volgen, en begin met de eerste vraag.

I. Krachtige, geheel rechte ranken van kamerplanten werden afgesneden en met de zijvlakte op een kurkplaat gelegd. Toen werd in deze positie, met een scherp mesje, van een 2—3 Cm. groot stuk een dunne bovenlamel van den top zóó afgenomen, dat de vaatbundels der bovenzijde mede verwijderd werden. De geopereerde ranken werden terstond in 1 pCt. zoutoplossing gebracht en bleven daarin 6 uren. Gedurende dezen tijd bleven contrôleranken geheel recht. Bij het brengen in de zoutoplossing behielden zij de kromming, die zij bij het opereeren hadden aangenomen, in den loop der 6 uren krulden ze zich langzaam op. De krommingen bedroegen:

	Lengte van het geopereerde deel.	Aantal windingen na: 2 uur.	3 uur.	6 uur.
I.	2 Cm.	—	3/4	3/4
II.	3 „	3/8	3/4	1 1/4
III.	3 „	2 1/2	2 7/8	3 1/2
IV.	2 „	1 1/2	2 1/4	3
V.	3 „	1 1/4	1 1/4	2

De windingen waren zeer eng. Aan eenige der ranken was een

grooter of kleiner, niet geopereerd stuk gelaten; dit kromde zich dan in windingen van denzelfden diameter (meest 2—3 Mm.) als het geopereerde deel. Deze omstandigheid toont, bijna nog duidelijker dan het hoofdresultaat, dat de operatie, afgezien van den prikkel, geen merkbaren invloed op de ontstane kromming uitoefende.

II. Krachtige jonge ranken werden uit den tuin gehaald en op de bovenbeschreven wijze geopereerd en in de zoutoplossing gebracht. Zij bleven hierin gedurende 5 uur. Eenige even oude ranken, gelijktijdig uit den tuin gehaald, bleven in een cylinderglaasje met water staan. Zij bleven gedurende de proef en nog geruimen tijd daarna recht. De geopereerde ranken krulden zich in de zoutoplossing tot de volgende windingen op:

	Lengte van het geopereerde deel.	Aantal windingen na: 1/4 uur.	1 uur.	2 uur.	5 uur.
I.	1.5 Cm.	1 1/4	2 1/4	2 1/2	3 1/4
II.	1 „	1/2	1	1 1/4	2 1/4
III.	3 „	1/2	1 7/8	3 1/2	3 1/2
IV.	2.5 „	1 1/4	2 1/4	3 1/4	5 1/4

Van N°. I, II en III wond zich het niet geopereerde deel in even enge windingen als het geopereerde.

Om het juiste aantal windingen te vinden, dat tengevolge der prikkeling bij de bewerking gemaakt werd, moet men van de opgegevene ¼—½ winding aftrekken, als vertegenwoordigende de kromming die zij bij het opereeren, reeds vóór ze in zout gebracht werden, aannamen. Op het oogenblik van het brengen in de oplossing veranderde de kromming niet.

III. Van jonge, rechte, uiterst prikkelbare ranken der kamerplanten werden de toppen op de sub. I beschreven wijze geopereerd en in de zoutoplossing gebracht. Duur der proef 1½ uur; in dezen korten tijd maakten de geopereerde deelen het volgende aantal windingen:

	Lengte van het geopereerde deel.	Aantal windingen: Na 1/4 uur.	Na 1 1/2 uur.
I.	2 Cm.	1	1 1/4
II.	3 „	2	3
III.	3 „	1 1/4	2

Windingen zeer eng. Contrôle-ranken bleven gedurende dezen tijd en langer recht.

IV. Van een rank werd over 3 Cm. van het jongste deel de bovenzijde voorzichtig afgesneden en dit stuk in 1 pCt. chloornatrium gelegd. Hier kromde het zich in drie uur tot ¾ winding; toen wreef ik het geopereerde deel herhaaldelijk langs de onderzijde, tengevolge waarvan het zich in eenige minuten tot 1¼ winding wond. De prikkeling had dus een vrij snelle beweging tengevolge.

V. Van een krachtige rank werden 1,5 Cm. van den top op de reeds meermalen beschreven wijze geopereerd; de afgenomen lamel toonde bij mikroskopisch onderzoek de beide vaatbundels der bovenzijde over hare geheele lengte. In 1 pCt. zoutoplossing krulde het geopereerde deel zich in ¼ uur tot 1¼ winding op, toen werd het tienmaal voorzichtig langs de onderzijde gewreven, en maakte daarop in het vocht een zichtbare beweging, waardoor het in ongeveer één minuut zich tot 1½ winding kromde.

VI. Ranken van kamerplanten, zeer voorzichtig van de bovenlamel over 2—3 Cm. lengte aan den top beroofd, werden in 1 pCt. zoutoplossing gebracht. Hier veranderden zij aanvankelijk de bij de operatie aangenomen kromming niet, en waren dus geschikt om door wrijven langs de onderzijde geprikkeld te worden. Ik wreef ze buiten het vocht (N°. III in het vocht), en bracht ze er terstond weer in. Tengevolge der prikkeling maakten zij zichtbare bewegingen. Het volgende tabelletje geeft het aantal windingen vlak vóór en vlak na de prikkeling aan.

	Aantal malen dat het geopereerde deel gewreven werd.	Aantal windingen: Vóór.	Na.	Duur der beweging.
I.	30	0	1/8	5 min.
II.	30	0	1/4	± 2 „
III.	20	3/4	1	1 „
IV.	20	7/8	1	± 3 „

Vooral bij N°. II was de beweging uiterst schoon met het oog te vervolgen. Na de opgegeven termijnen ging de beweging nog voort, doch langzamer.

Uit de medegedeelde feiten volgt:

1) Deelen van ranken, van welke men de opperhuid, het collenchym en de vaatbundels der bovenzijde voorzichtig heeft weggesneden, krommen zich in 1 pCt. zoutoplossingen, tengevolge der operatie in enge windingen op.

2) Dezelfde voorwerpen kunnen door wrijven der onderzijde

er toe gebracht worden, snelle, voor het oog zichtbare, prikkelbewegingen te maken.

3) De passief uitgerekte weefsels der bovenzijde zijn dus voor het tot stand komen der prikkelbewegingen onnoodig, de oorzaak van deze bewegingen zetelt dus in het parenchym.

In verband met de beschouwingen, in het begin van dit hoofdstuk medegedeeld, geven deze feiten ons het recht, om de stelling uit te spreken:

Bij de bewegingen der ranken tengevolge van prikkeling, neemt de turgorkracht van het parenchym toe; deze toeneming is de mechanische oorzaak der bewegingen.

Of de turgorkracht in alle cellen van het parenchym even sterk toeneemt, of misschien in de cellen der bovenzijde sterker dan in die der onderzijde, is een vraag, die door latere onderzoekingen zal moeten opgelost worden.

Aan het slot van dit hoofdstuk wensch ik nog enkele feiten mede te deelen, die tot het behandelde in verband staan.

Ik heb getracht, de proeven met geopereerde ranken ook in water in plaats van in zwakke zoutoplossingen te doen. In dit geval rollen zich de geopereerde deelen natuurlijk terstond zeer snel op; na verloop van geruimen tijd, ziet men ze echter weer een deel hunner windingen verliezen; de snelle oprolling in het begin was dus ten deele het gevolg van toeneming der weefselspanning door het opnemen van water, ten deele van prikkeling, en bij langdurige rust ging deze laatste kromming weer verloren. Aan zwak gekromde deelen gelukte het mij in eenige proeven, door wrijven langs de onderzijde een snelle toeneming der kromming te veroorzaken. Ook dit bevestigt dus de reeds verkregen resultaten.

Snijdt men een rank voorzichtig in stukjes van 2 Cm. lengte, zoo treden er uit de wondvlakten druppels water. Verwijdert men deze en prikkelt men dan de stukjes door wrijven langs de onderzijde, zoo krommen zij zich. Hierbij kunnen zij van buiten geen water opnemen. Men mag aannemen, dat het parenchym, tengevolge der verhoogde turgorkracht, het water uit de omliggende weefsels opzuigt, en zoodoende in staat gesteld wordt de beweging tot stand te brengen.

Reeds Darwin wees op het feit, dat ranken, die zich om te dikke steunsels gewonden hebben, aan haar bovenzijde talrijke dwarsplooien krijgen. Ook bij Sicyos heb ik deze, soms zeer diepe en op korte afstanden weêrkeerende, plooien herhaaldelijk waargenomen. Zij pleiten m. i. voor de juistheid mijner conclusie, daar

een toeneming der rekbaarheid der passieve weefsels, zonder toeneming der uitrekkende kracht, onder de gegeven omstandigheden deze plooien niet wel zou kunnen veroorzaken.

VI. *Versnelling van de bewegingen der ranken, door injectie met water.*

De in het vorige hoofdstuk medegedeelde proeven leerden ons, dat, bij de bewegingen der ranken tengevolge van prikkeling, de turgorkracht van het parenchym toeneemt. Met den naam van turgorkracht bestempel ik de kracht, waarmede de inhoud der levende cellen den celwand uitrekt (*Zellstreckung*, zie p. 361). Het is bekend, dat deze uitrekking daardoor plaats vindt, dat de celinhoud uit zijn omgeving water aantrekt, en daardoor het volumen der cellen vergroot.

Het vermogen van de in het celvocht opgeloste stoffen om water aan te trekken is dus de turgorkracht, en wij kunnen het in het vorige hoofdstuk verkregen resultaat dus ook zoo uitspreken, dat wij zeggen, dat tengevolge der prikkeling, het wateraantrekkend vermogen van de bestanddeelen van het celvocht der parenchymcellen toeneemt.

Maar een toeneming van het wateraantrekkend vermogen heeft op zichzelf nog geen vergrooting der cellen, en dus geen beweging der rank tengevolge. Daartoe is natuurlijk noodzakelijk, dat de cellen ook in hare omgeving water vinden, dat ze kunnen opnemen. Onder gewone omstandigheden moeten zij dit water aan andere cellen onttrekken, die het op haar beurt weer uit het xyleem der vaatbundels moeten ontvangen. Dit zal dus een vertraging der beweging veroorzaken.

Nemen wij nu eens aan, dat het water aan de parenchymcellen rechtstreeks en zonder tegenwerkende krachten kon worden aangeboden, dan zou daarvan een aanzienlijke versnelling der beweging het gevolg moeten zijn. Omgekeerd, zou een dergelijke versnelling der beweging door gemakkelijker wateropneming een bewijs zijn, dat werkelijk de wateraantrekkende kracht grooter geworden was, ja zelfs zou men in de grootte dezer versnelling een, alhoewel ruwe, maatstaf van de verandering der bedoelde kracht kunnen vinden.

Deze afhankelijkheid van de turgorkracht van de aanwezigheid van water, verdient een nadere toelichting. Volgens de beschouwingen toch, die het uitgangspunt voor mijne onderzoekingen

op dit gebied vormen [1]), is het protoplasma onder gewone omstandigheden impermeabel voor de vloeistof in de vacuole; de elastische spanning van den celwand kan deze vloeistof niet naar buiten persen. Slechts langs osmotischen weg kan een uitwisseling van stoffen plaats vinden. Van die stoffen, welke hier in aanmerking komen, kan zich echter alleen het water met voldoende snelheid door het protoplasma heen bewegen, de andere in den celinhoud voorkomende stoffen gaan, zoover mijne onderzoekingen toelaten daarover te oordeelen [2]), in korte tijden niet in waarneembare hoeveelheden door het protoplasma heen. Zoodra dus een parenchymatische cel met water in aanraking komt, zal zij trachten dit water op te nemen en zich daardoor te vergrooten. Maar bij toenemend volumen wordt ook de elastische spanning van den wand grooter, en eindelijk zal er tusschen de turgorkracht en deze elastische spanning een toestand van evenwicht intreden. Een watermolecule, dat dan door de turgorkracht naar den inhoud wordt getrokken, wordt door de drukking der celwanden met dezelfde kracht teruggedrukt; een vermeerdering van volume zal dus niet plaats vinden. In dezen toestand is dus de geheele turgorkracht actief.

Veronderstellen wij nu dat de turgorkracht door eenige oorzaak plotseling toeneemt, terwijl de cel niet door een vloeistof of door andere cellen omgeven is. Dan kan zij dus toch haar volumen niet vergrooten. In dezen toestand kan men dus zeggen, dat de turgorkracht gedeeltelijk inactief is. Eerst wanneer nu opnieuw water wordt toegevoerd, kan de turgorkracht geheel in werking treden, eerst dan wordt zij geheel actief [3]).

Hieruit volgt dus, dat wanneer aan een weefsel water niet in voldoende hoeveelheid wordt toegevoerd, de turgorkracht der cellen onder bepaalde omstandigheden gedeeltelijk inactief zal kunnen zijn. In dit geval zal een kunstmatige toevoer van water plotseling de geheele turgorkracht actief maken en zoodoende een vergrooting veroorzaken.

Omgekeerd, zal men uit de waarneming van een snelle uitzetting door toevoer van water mogen afleiden, dat de turgorkracht der cellen gedeeltelijk inactief was.

In de onverwonde ranken, houdt de elastische spanning der

---

1) Zie pag. 86.
2) „ „ 92.
3) De elastische spanning der celwanden is dus alleen dan een maatstaf voor de turgorkracht, wanneer een vrije toevoer van water verzekerd is.

passief gerekte weefsels en die der celwanden van het parenchym evenwicht met de turgorkracht van het parenchym; dit verandert echter aan de vraag of de turgorkracht in een gegeven geval geheel of slechts ten deele actief is, volstrekt niets.

Deze overwegingen hebben mij er toe geleid, te trachten, de zooeven besproken omstandigheden te verwezenlijken.

Ik vond daartoe het middel in de bekende injectieproeven van Dutrochet. Deze uitstekende onderzoeker toch leerde, dat men uit verschillende plantendeelen door middel der luchtpomp de intercellulaire lucht grootendeels kan verwijderen, en men deze, zoo het voorwerp onder de luchtpomp onder water wordt gehouden, bij het openen der kraan door water kan doen vervangen. Reeds een geringe luchtverdunning is in den regel voldoende om het gewenschte resultaat te verkrijgen; ook bij de ranken van Sicyos is dit het geval.

De vraag, die ik had te beantwoorden, was dus de volgende: *Worden de bewegingen, die ranken tengevolge van prikkeling maken, door injectie met water versneld?*

Vóórdat ik deze vraag met goed gevolg kon beantwoorden, moest natuurlijk nog een andere beslist worden, n.l. die, *welken invloed injectie met water op niet geprikkelde ranken heeft?* Het zou toch zeer goed denkbaar zijn, dat in de niet geprikkelde ranken de turgorkracht der cellen niet altijd geheel actief was, en dus in staat zou zijn met een sterkere elastische spanning der passief gerekte weefsels dan de voorhandene, evenwicht te houden.

Hieruit volgt dat de proeven, in dit hoofdstuk te beschrijven, zich onder twee rubrieken laten brengen.

A. *De epinastische bewegingen.*

B. *De prikkelbewegingen.*

In elk dezer rubrieken kunnen dan weer drie onderafdeelingen onderscheiden worden, op dezelfde wijze als in hoofdstuk IV.

Aan het slot heb ik eindelijk nog eenige proeven over de werking van een injectie met slappe zoutoplossingen medegedeeld.

De methode der proeven was in alle gevallen dezelfde. De ranken werden, nadat zij het te onderzoeken stadium bereikt hadden, geteekend en voorzichtig in een laag en wijd cylinderglas in water gebracht. Daarbij moest alle prikkeling volkomen vermeden worden; de ranken werden daarom steeds met een pincet in het onderst deel vastgehouden; het bovenste in 't geheel niet aangeraakt. Om ze in het cylinderglas onder te houden en te beletten

te drijven, plaats ik een metalen gaas, dat met vier veeren in het glas klemmend op en neer geschoven kan worden, even onder de oppervlakte van het water. Hierbij is de grootste zorg noodig om te maken, dat de aanraking met dit gaas geen prikkeling veroorzaakt. Gelukkig, dat gekromde ranken er natuurlijk slechts met de bovenzijde of een der zijkanten mede in aanraking kunnen komen, dus niet met de prikkelbare zijde. Eveneens moet men tijdens het pompen zorgen, prikkeling der ranken te vermijden. Na het pompen werden de ranken voorzichtig uit het cylinderglas genomen en in vlakke schaaltjes met water gelegd, ook daarbij werden ze met een pincet slechts aan het ondereinde aangevat.

Dat bij al deze voorzorgen prikkeling der ranken tijdens de bewerking volkomen vermeden kan worden, leeren die proeven uit de eerste afdeeling, bij welke de injectie van rechte ranken volstrekt geen kromming veroorzaakte.

De vraag, of injectie met water onder de gegeven omstandigheden nadeelig voor het leven der ranken is, verdiende, vooral met het oog op de nadeelige resultaten der injectie, door Dutrochet in sommige gevallen waargenomen, door een rechtstreeksche proef beantwoord te worden. Hiertoe koos ik jonge ranken, alle nog hyponastisch gekromd, doch in verschillende stadiën der strekking, injiciëerde ze onder de luchtpomp bij denzelfden graad van luchtverdunning, die ook in alle overige proeven gebruikt werd, bracht ze in een vlak schaaltje onder water, en liet ze ook gedurende 12 dagen aan haar lot over. Onder deze omstandigheden gingen ze voort te groeien, strekten zich recht, bleven een poos recht en begonnen daarna zich epinastisch te krommen tot ze geheel in enge windingen opgerold waren. Ze doorliepen dus de gewone phasen van het leven, zonder dat een andere schadelijke invloed dan hoogstens een vertraging tengevolge van de geringere toetreding der zuurstof, kon worden waargenomen. Het aantal windingen bedroeg bij:

	N°. 1	N°. 2.	N°. 3.	N°. 4.	N°. 5.
9 Aug. (begin)	— 3/8	— 1 1/4	— 2 1/8	— 2 1/2	— 3/4
11 „	0	0	0	— 1/2	+ 3/4
12 „	2 1/2	0	0	0	3/4
13 „	7	2 1/2	0	0	1
14 „	7	4	1/2	0	4 1/2
15 „	8 1/2	4 1/2	2	3	5
16 „	8 1/2	4 1/2	3 1/4	5	6
21 „	8 1/2	4 1/2	5	6	6 1/2

N°. 1 en 2 waren hoofdranken, N°. 3—5 zijranken. Het teeken — geeft de nog overgebleven hyponastische windingen aan; bij de overigen is de bovenzijde convex.

Men ziet dat de ranken na injectie, onder water, de verschillende phasen van het leven op de gewone wijze doorliepen.

Ik ga thans over tot de beschrijving der proeven.

A. EPINASTISCHE BEWEGINGEN.

a. Periode der strekking.

I. Een jonge hoofdrank met 3¼ hyponastische windingen werd met water geïnjicieerd. Na drie kwartier waren de windingen tot 2¾ gedaald, ruim drie uur later tot 2, nog 14 uur later tot ¼ w.

Vlak na de injectie bedroeg dus de vermindering in drie kwartier ½ w., later in ruim drie uur slechts ¾ en in 14 uur slechts 1¾. De injectie had dus een duidelijke versnelling der beweging tengevolge.

II. Twee oudere hoofdranken met nog 1¼, resp. ⅜ hyponastische winding, werden geïnjicieerd. Na 5/4 uur hadden ze nog slechts ¾, resp. ⅛ winding; anderhalf uur later nog ¾, resp. 0, nog drie uur later ½, resp. 0 w.

Dus terstond na de injectie in ¾ uur ½, resp. ¼ verloren, daarna in 1½ uur 0, resp. ⅛, later in drie uur ¼, resp. 0 verloren. Dus ook hier een duidelijke versnelling der beweging tengevolge der injectie.

III. Drie zijranken werden op gelijke wijze behandeld. Aantal windingen:

	Vóór.	Na. 5/4 uur.	Na 2 3/4 uur.	Na 6 uur.
No. 1	2 1/8	1 1/2	1 1/4	1 1/8
,, 2	2 1/2	2	1 7/8	1 5/8
,, 3	3/4	1/2	1/2	1/2

Deze proef bevestigt het resultaat der beide vorige.

Contrôle-proeven leerden, dat ranken zonder injectie, aan de plant gelaten, gewoonlijk 2—3 dagen noodig hebben om de laatste 1—3 windingen te strekken.

De versnellende werking der injectie strekte zich dus in de medegedeelde proeven wellicht over den geheelen duur der proef uit.

Conclusie.

Tijdens de epinastische strekking wordt de beweging door injectie met water tijdelijk versneld.

β. Tweede periode, rechte ranken.

IV. Twee rechte ranken werden geïnjicieerd, daarbij bleven zij gedurende geruimen tijd geheel recht.

Bij herhaling dezer proef geschiedt het soms, dat ondanks alle voorzorgen de ranken geprikkeld worden. Zij maken dan een meestal zwakke kromming aan den top, doch worden dan binnen zeer korten tijd weer recht. Ik nam zulke krommingen waar van ¼, ⅝ en ¾ winding, na een paar uur waren de ranken weer recht.

Conclusie.

Bij volkomen vermijding van prikkeling, blijven rechte ranken bij injectie recht.

γ. Periode der epinastische oprolling.

V. Een rank van een in de kamer staande plant was juist begonnen zich epinastisch op te rollen en had in de onderhelft 1⅛ winding gemaakt; de top van meer dan 3 cM. was nog recht. Toen werd zij voorzichtig geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

		Toeneming.
Vóór de injectie	1 ⅛	
Na 5 minuten	1 ¼	⅛
„ 12 „	1 ½	¼
„ 40 „	1½	0
„ 2 uur	1¾	¼
„ 4 „	2½	¾
„ 8 „	3½	1.

De top bleef gedurende al dien tijd recht.

In de eerste twaalf minuten na de injectie bedroeg de toeneming van het aantal windingen ⅜ w., daarna per uur slechts ⅛—⅜.

De injectie versnelde dus de epinastische beweging tijdelijk zeer aanzienlijk. Het schijnt, alsof op de versnelling eerst een pe-

riode van vertraging volgt, vóór de beweging weer haar gewonen voortgang neemt.

IV. Ranken, die aan planten in de kamer begonnen waren zich epinastisch te krommen, werden voorzichtig afgeknipt en geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.
Vóór de injectie	$1^3/_4$	$2^1/_2$	$7^1/_2$
10 minuten daarna	$1^3/_8$	3	$8^1/_2$
$^1/_2$ uur later	2	3	$8^1/_2$
$1^1/_2$ „ „	2	3	$8^1/_2$

De toppen dezer ranken waren recht.

De injectie had dus eerst een snelle toeneming der windingen, daarna gedurende eenigen tijd stilstand der beweging ten gevolge.

Niet altijd vertoonen ranken de versnelling der beweging door injectie; soms schijnt de injectie volstrekt geen invloed uit te oefenen; ik nam dit bij een aantal ranken met zeer trage beweging bij lage temperatuur (17° C.) waar.

VII. Een zeer groote rank, in de kamer gegroeid, had $1\frac{1}{2}$ epinastische windingen gemaakt, die ongeveer $^2/_3$ van de rank omvatten, één derde deel aan den top was nog recht. Deze rank werd nu geïnjicieerd, de windingen werden talrijker en enger; het derde gedeelte aan den top bleef geheel recht.

Het aantal windingen bedroeg:

		Toeneming.
Vóór de injectie	$1^1/_2$	
Na 7 minuten	2	1
„ 45 „	3	$^1/_2$
„ $4^1/_2$ uur	$4^1/_2$	$1^1/_2$

Men ziet dat de versnelling der beweging door injectie zeer aanzienlijk was.

VIII. Een rank, die reeds $2\frac{3}{4}$ winding epinastisch gemaakt had, doch wier top nog recht was, werd met water geïnjiciëerd. Na $\frac{3}{4}$ uur toonde zij $4\frac{1}{4}$ winding, na 4 uur $5\frac{1}{4}$ winding. Toeneming in de eerste $\frac{3}{4}$ uur dus $\frac{1}{2}$ w., in de volgende $3\frac{1}{4}$ uur 1 w. Een versnelling door de injectie is dus duidelijk.

Conclusie.

Tijdens den aanvang der epinastische oprolling heeft injectie met water een voorbijgaande versnelling der beweging ten gevolge.

B. PRIKKELBEWEGINGEN.

δ. Beweging tengevolge van wrijven, enz.

IX. Twee ranken werden door wrijven aan de onderzijde geprikkeld en terstond daarop met water geinjiciëerd. Daardoor rolden zij zich snel op en vertoonden de volgende aantallen windingen:

	N°. 1.	N°. 2.
Na 1 minuut	2¼	4
„ 4 minuten	4¼	5¾
„ 40 „	5	13.

N°. 1 werd toen geplasmolyseerd, en verloor dien ten gevolge 2¼ winding; de overblijvende 2¾ waren wijder dan vóór de plasmolyse. Bij het snelle winden ten gevolge der injectie, vond dus ook een blijvende verlenging plaats.

X. Een zeer prikkelbare rank, geheel recht en alleen aan den top een weinig omgekruld, werd door tienmaal herhaald wrijven met een metalen staaf langs de onderzijde geprikkeld; dien ten gevolge krulde zij zich zeer snel op, en werd toen na eenige minuten met water geïnjiciëerd. Het aantal windingen veranderde daarbij als volgt:

Vóór de injectie	2¼
Na 3 minuten	2¾
„ 20 „	4¾
„ 60 „	5.

Het aantal windingen nam dus veel sterker toe dan dit zonder injectie het geval zou zijn geweest. Door plasmolyse bleek, dat van de vijf gemaakte windingen 2½ op blijvende verlenging, en evenveel op turgoruitrekking berustten.

XI. Een rank met al haar zijtakken afgesneden en bij het overbrengen uit den tuin naar het laboratorium door toevallige oorzaken geprikkeld en terstond daarop met water geïnjicieerd. De hoofdrank was ± 20, de twee grootste zijranken 9 resp. 6 cM. lang. Vóór de injectie waren alle drie bijna recht, terstond na de injectie begonnen zij van den top af zich in zeer enge windingen op te rollen. Na een kwartier waren 5, 4, 1 cM. aan den top geheel opgerold, het overige nog recht. Zie hier de toeneming van het aantal windingen:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.
Vóór de injectie	1/4	0	0
Na 8 minuten	2 3/4	3/4	5/8
„ 10 „	4 1/4	1	—
„ 15 „	6 1/2	1 3/4	7/8
„ 25 „	8	2 1/2	—
„ 40 „	9 1/4	—	1
„ 2 1/4 „	12	—	1 1/4

N°. 1 is de hoofdrank, N°. 2 en 3 de beide zijranken.

N°. 2 werd toen zij 2½ winding bereikt had geplasmolyseerd, en verloor daardoor 2 windingen.

N°. 1 en 3 bleven in het water; dáár verloor N°. 3 in den loop van 20 uren alle windingen en werd recht; de hoofdrank verloor er 4 en behield er 8.

Conclusie.

Krommingen, door wrijving ontstaan, worden door injectie zeer aanzienlijk versterkt.

ε. Omwinding van steunsels.

XII. Potplanten, die sedert een paar dagen in het laboratorium stonden, hadden den 9den Augustus een aantal rechte ranken gemaakt. Ik plaatste tegen den achterkant van deze, op geringen afstand van den top, ijzerdraden van 2 mM. dikte en liet ze zich hierom krommen. Na korter of langer tijd werden dan de ranken afgesneden en voorzichtig met water geïnjiciëerd.

N°. 1 maakte in 10 minuten om het steunsel 3⅛ losse windingen. Deze vermeerderden door injectie als volgt:

Na 8 minuten	tot	4½ w.
„ 12 „	„	6¼ „
„ 18 „	„	7½ „
„ 35 „	„	10 „
„ 70 „	„	12 „

Daarna ging de beweging terug en vertoonde de rank:

Na 2 uur	9 w.
„ 4 „	6 1/2 w.
„ 5 „	6 w.

N°. 2 maakte in ½ uur 1¼ winding om het steunsel; toen werd zij geïnjicieerd. Aantal windingen:

Na	3 minuten	1¾
„	18 „	3¼
„	40 „	3½

Toen keerde de rank terug en werd in drie uren weer geheel recht.

N°. 3 maakte in ½ uur 1¼ winding om het steunsel; deze vermeerderden door injectie in ½ uur tot 3½ w.; toen ging de rank terug en werd na vier uur weer recht.

N°. 4 had om het steunsel ½ winding gemaakt en werd toen geïnjicieerd. Aantal windingen:

Na	20 minuten	7¼
„	1½ uur	7¾
„	3 „	6
„	5 „	4½
„	8 „	3 .

In al deze gevallen had dus de injectie een plotselinge en zeer aanzienlijke versnelling der beweging ten gevolge; deze is in den beginne zoo snel, dat men haar zeer gemakkelijk met het oog kan volgen en wordt dan allengs langzamer. Na eenigen tijd houdt zij op, en daar ook de prikkel sinds de injectie heeft opgehouden te werken, strekt de rank zich nu langzamerhand weer, soms geheel, soms slechts ten deele. Dit laatste hangt natuurlijk van den ouderdom der rank af.

XIII. Ranken van potplanten in de kamer, geheel recht, werden den 13den Augustus bij 21° C. gedurende drie minuten met ijzerdraden in aanraking gebracht; zij bogen zich om deze, en werden terstond daarna afgeknipt en met water geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.
Vóór de injectie	1	1	¾
Na 1 minuut	2	2¼	1
„ 20 minuten	5¾	5½	4
„ 5 kwartier	6	4¾	3¾
„ 5 uur	2½	—	— .

Na 5 kwartier werden N°. 2 en 3 geplasmolyseerd, en verloren daardoor slechts 2¾ resp. 1½ van hunne windingen; deze bleken dus ten deele op blijvende verandering te berusten.

N°. 1 bleef in het water en had zich na 24 uur epinastisch tot 13 windingen opgerold.

De injectie had dus een aanzienlijke versterking der krommingen ten gevolge. Zonder injectie zouden deze, na de wegneming van het steunsel, slechts langzaam en weinig zijn toegenomen, ten gevolge der nawerking. Na korter of langer tijd houden de werking van den prikkel en die der injectie op, en beginnen de ranken zich allengs weer te strekken, even als ze dit ook zonder injectie zouden gedaan hebben.

XIV. Twee rechte ranken werden uit den tuin gehaald en gedurende 5 minuten op een paar cM. afstand van hun top aan de achterzijde met een dun koperdraad in aanraking gebracht en daarna terstond geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	¼	⅛
5 minuten daarna	1	—
8 „ „	2	¾
9 „ „	3	—
10 „ „	3½	⅞
14 „ „	5	—
22 „ „	7	1¼
42 „ „	—	1½ .

Na 22 minuten werd N°. 1 in sterke zoutoplossing gebracht en verloor daar 4 van de 7 windingen. N°. 2 bleef in water, ontwond zich in eenige uren tot ¼ w. en wond zich toen weer epinastisch op.

Men ziet dat de injectie de kromming versterkt, en wel zeer aanzienlijk bij N°. 1. Verder, dat de krommingen in zooverre voorbijgaande zijn als de rank, bij voortdurend verblijf in water, zich later weer strekken kan; dat ze echter (blijkens N°. 1) met eene bij plasmolyse blijvende verlenging gepaard gaan.

XV. Twee ranken van kamerplanten maakten om dikke ijzerdraden in omstreeks een uur ¾, resp. 2⅜ windingen, deze lagen vast tegen het steunsel aan. Toen werden ze geïnjicieerd. Aantal windingen:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	¾	2⅜
Na ¾ uur	3½	3½
„ 4 „	¾	2½
„ 20 „	7	11 .

Dus, terstond na de injectie een snelle kromming, daarna eerst afneming, dan weer toeneming van het aantal windingen; het laatste ten gevolge van epinastie.

XVI. Ranken van potplanten maakten om steunsels windingen en werden daarna met water geïnjicieerd (13 Augustus). Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	1	3½
Na ½ uur	3	14 .

Nu werden beiden in sterke zoutoplossing geplasmolyseerd; het aantal windingen bedroeg na 20 uur bij N°. 1: 1 w.; bij N°. 2: 7 w.

De injectie had dus een snelle toeneming der windingen ten gevolge; deze windingen berustten voor een groot deel op turgoruitrekking, voor het overige echter op blijvende verlenging.

XVII. Een rechte rank, uit den tuin gehaald en in een glas met water gezet, maakte om een 3 mM. dikken koperdraad in omstreeks 1½ uur 4¼ winding. Toen werd zij geïnjicieerd, waardoor de windingen in 10 minuten tot 5½, in 50 minuten tot 8½ toenamen. Van deze verloor zij nu door plasmolyse slechts 3½; 5 windingen bleven daarbij over.

Het resultaat is hetzelfde als in de vorige proeven.

XVIII. In de laatste plaats heb ik een aantal ranken, die een steunsel gevat hadden, en zich tusschen dit en haar basis in schroefwindingen hadden opgerold, met water geïnjicieerd. Daar ze keerpunten hadden, wordt het aantal windingen door meerdere cijfers aangegeven; de teekens + geven de ligging der keerpunten aan, het eerste cijfer het aantal windingen tusschen de basis en het eerste keerpunt.

Een jonge rank werd den 30sten Augustus geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg vóór de injectie 1½ + 1½ + 1¼, na 20 minuten 2 + 2 + 1¾, en na 4 uur 2 + 2 + 2.

Een jonge rank, een weinig ouder dan de vorige, met 5 + 7 windingen werd geïnjicieerd; het aantal steeg in 8 minuten tot 5 + 8, en bleef toen gedurende 1½ uur onveranderd (29 Aug.).

Een aantal oude ranken werden met de volgende aantallen windingen geïnjicieerd:

No. 1.	6½ + 5½
„ 2.	5 + 6

No. 3.	6 + 6½
„ 4.	2 + 2
„ 5.	4½ + 3 + 2.

Zij veranderden noch terstond na de injectie, noch in den loop van eenige uren daarna, het aantal hunner windingen.

Deze proef leert dus, dat in jonge ranken alle windingen tusschen het steunsel en de basis door injectie een weinig toenemen, in iets oudere, alleen die in 't jongste deel der rank; op oude ranken heeft injectie geen merkbaren invloed.

Conclusiën.

1. De krommingen van ranken om steunsels worden door injectie soms meer, soms minder, meestal zeer aanzienlijk versterkt. De bewegingen der ranken zijn kort na de injectie gewoonlijk als zoodanig zichtbaar.
2. Deze versterking is tijdelijk, na meestal korten tijd beginnen de ranken zich weer te strekken.
3. Deze krommingen bestaan steeds ten deele in turgoruitrekking, ten deele in een bij plasmolyse blijvende verandering.
4. De schroefwindingen van ranken tusschen het steunsel en de basis der rank worden aanvankelijk door injectie versterkt, als zij ouder zijn niet meer.

ζ. Teruggaande beweging na wegneming van het steunsel.

XIX. Den 14den Augustus, bij 20° C., werden aan potplanten in de kamer twee prachtig ontwikkelde rechte ranken uitgezocht, en op de gebruikelijke wijze met steunsels in aanraking gebracht. Als steunsels dienden ijzerdraden van 2 mM. dikte. Na ¼ uur werden deze weggenomen; de beweging duurde nog een poos voort, en keerde daarna langzaam terug; midden in de teruggaande beweging werden ze zeer voorzichtig afgeknipt, onder de luchtpomp gebracht en geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N⁰. 1.	N⁰. 2.
Na ¼ uur	⅞	2
„ 25 minuten	1½	2½
„ 45 „	1	2½
„ 65 „	½	1¼
„ 1¼ uur	¼	½ .

Nu werden beiden geïnjicieerd:

8 minuten daarna	¼	½
15 „ „	¼	½
30 „ „	¼	½
1½ uur „	¼	¼
2½ „ „	0	0 .

Daarna bleven ze recht, tot ze zich epinastisch gingen opwinden.

Conclusie.

De injectie had dus geen versnelling der beweging tengevolge, integendeel, zij schijnt haar vertraagd te hebben.

C. INJECTIE MET ZWAKKE ZOUTOPLOSSINGEN.

XX. Rechte ranken uit den tuin werden met 5 pCt. chloornatriumoplossing onder de luchtpomp geïnjicieerd. Vlak vóór de injectie waren ze langs een maatstaf gelegd om ze te meten, en daardoor geprikkeld. Ten gevolge hiervan maakten zij aan hun top enge windingen, die, nadat de prikkel opgehouden had te werken, weer gedeeltelijk verloren gingen. Het aantal windingen bedroeg:

	Na ½ uur.	Na 70 minuten.	Na 1½ uur.
N°. 1.	¼	⅛	⅛
„ 2.	2¼	1¾	½
„ 3.	2½	1	½
„ 4.	¼	0	0
„ 5.	1¼	¼	¼ .

N°. 2 en 3 wonden zich later, in omstreeks 20 uur, nog eens tot 2½, resp. 2 windingen op.

XXI. Ook zonder injectie door middel van de luchtpomp, vertoonen ranken, die door verschillende oorzaken geprikkeld zijn, in zwakke zoutoplossingen het verschijnsel der topkrulling. Zoo maakten rechte ranken:

In 4 pCt. in eenige dagen 4½ en 3½ w. aan hun top.

In 5 pCt. in drie uur 3 en 2 w. aan den top; het eerste exemplaar, daarna in 20 pCt. gebracht, verloor daar slechts 1½ van de 3 windingen.

In 7—8 pCt. wordt daarentegen de bovenzijde concaaf, evenals in 20 pCt.

XXII. Drie ranken, uit den tuin gehaald, werden gedurende korten tijd bij 31° C. met een steunsel in aanraking gebracht, en één (N°. 2) van een potplant werd bij 22° C. op dezelfde wijze behandeld. Nadat ze om het steunsel eenige windingen gemaakt hadden, werden twee (N°. 1 en 2) met 1 pCt., de twee andere (N°. 3 en 4) met 2 pCt. chloornatriumoplossing onder de luchtpomp geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg, bij de injectie met 1 pCt. chloornatrium:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	1	2
Na 4 minuten	1½	3¼
„ 6 „	1¾	3½
„ 17 „	2	3½
„ 40 „	2¾	3½
„ 1¾ uur	2¾	2¼
„ 4½ „	1½	7¼
„ 24 „	6	11 .

De aanraking met het steunsel had 10 minuten geduurd.

Bij N°. 3 en 4, injectie met 2 pCt. chloornatrium, duurde de aanraking met het steunsel 25 minuten. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 3.	N°. 4.
Vóór de injectie	1¾	1⅝
Na 2 minuten	2¾	3½
„ 25 „	4	4½
„ 1½ uur	4	3¼
„ 4½ „	8¼	6
„ 24 „	14	11 .

De ranken waren in beide oplossingen frisch en stijf.

Deze proef toont aan, dat injectie met 1 en 2 pCt. chloornatrium de kromming om een steunsel aanzienlijk versnelt, evenals injectie met water dit doet. Ook de verdere verschijnselen zijn dezelfde als bij de injectie met water: eerst vermindering der windingen en daarna weer epinastische oprolling der ranken.

De versnellende werking der zoutoplossingen is echter geringer dan die van water.

Het zij mij vergund, er aan te herinneren, dat rechte ranken, in

1 pCt. oplossing gebracht, haar lengte aanvankelijk niet veranderen, terwijl zij in 2 pCt. zich verkorten. Na eenigen tijd verlengen zij zich in beide gevallen door groei. Zie blz. 550.

XXVII. Twee ranken uit den tuin werden, bij 31° C., in glaasjes met water staande, met een steunsel in aanraking gebracht, en kromden zich daarom in een kwartier tot ¼ en ⅜ winding. Toen werden ze met 4 pCt. chloornatriumoplossing geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	1/4	3/8
Na 5 minuten	3/4	1 7/8
„ 1 uur	3/4	1 3/4
„ 4 „	3/8	0
„ 20 „	1/4	3/4

De injectie had dus een versnelling der beweging ten gevolge; hierop volgde een teruggaande beweging, en bij N°. 2 later weer een begin van epinastische oprolling.

XXIV. Vier rechte ranken, uit den tuin gehaald en in cylinderglaasjes met water staande, werden bij 31° C. met steunsels in aanraking gebracht, zij kromden zich om deze in ½—1 uur en werden daarna onder de luchtpomp met 5 pCt. chloornatriumoplossing geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	1	1 5/8
Na 5 minuten	1/2	1 3/4
„ 1 uur	1/4	1 1/8
„ 3—4 uur	0	1

	N°. 3.	N°. 4.
Vóór de injectie	3/8	3 1/4
Na 3 minuten	—	4 1/4
„ 10 „	1/8	3 3/4
„ 2 1/2 uur	1/8	3
„ 20 „	1/8	1/2

N°. 1—3 waren aan 't eind der proef vrij slap, N°. 4 vrij stijf.

Het resultaat was, dat bij N°. 1 en 3 de zoutoplossing de kromming terstond en blijvend verminderde, evenals een veel sterkere oplossing dit gedaan zou hebben, terwijl N°. 2 en 4 zich gedroegen alsof zij met een zwakkere oplossing geïnjicieerd waren; wellicht is dit

verschil daaraan toe te schrijven, dat N°. 2 en 4 onder den invloed van het steunsel zich reeds sterker gekromd hadden dan N°. 1 en 3.

Conclusie.

1. In zoutoplossingen van 4—5 pCt. maken ranken topkrulling.

2. Zoutoplossingen van 1—2 pCt. versnellen de beweging om een steunsel op dezelfde wijze als injectie met water.

3. Zoutoplossingen van 4 pCt., en in enkele gevallen van 5 pCt. doen dat eveneens, doch veel minder sterk; in de meeste gevallen werkt een oplossing van 5 pCt. even als sterke zoutoplossingen, den turgor opheffend.

Deze feiten winnen aan belangrijkheid, wanneer men bedenkt, dat niet geprikkelde ranken in 2—5 pCt. zoutoplossing een gedeelte van haren turgor verliezen en zich verkorten, terwijl bij 4—5 pCt. bij zulke ranken in de cellen van het parenchym reeds de plasmolyse begint.

Algemeene Conclusie.

Trachten wij thans uit de beschreven proeven de algemeene empirische resultaten af te leiden.

1. Alle bewegingen der ranken worden door injectie met water voorbijgaande versterkt; alleen de teruggaande beweging, na wegneming van het steunsel, maakt hierop in het onderzochte stadium een uitzondering.

2. Rechte, niet geprikkelde, ranken blijven bij injectie met water recht.

3. De versnelling is bij de prikkelbewegingen veel aanzienlijker dan bij de epinastische bewegingen; de ranken bereiken bij korten duur van de prikkeling een veel aanzienlijker graad van kromming dan ze onder de gegeven omstandigheden ooit zonder injectie zouden kunnen bereiken.

Overeenkomstig met de beschouwingen, in het begin van dit hoofdstuk uitééngezet, kunnen wij dus thans als bewezen beschouwen:

4. Dat de turgorkracht van het parenchym der ranken, tijdens de epinastische strekking, en later tijdens de epinastische oprolling, ten deele inactief is.

5. Dat prikkels de turgorkracht plotseling zeer aanzienlijk verhoogen, veel meer dan door de onder gewone omstandigheden tot stand komende bewegingen aangeduid wordt.

VII. *Over het aandeel van turgor en groei aan de bewegingen van andere ranken.*

De onderzoekingen, in de vorige hoofdstukken beschreven, hadden geenszins ten doel, eenvoudig de bewegingsverschijnselen van de ranken van Sicyos nader te leeren kennen; deze ranken dienden mij slechts als een geschikt voorbeeld, om het aandeel dat turgor en groei aan de groeikrommingen van veelcellige organen in het algemeen bezitten, te bestudeeren. De snelheid der bewegingen deed mij deze ranken boven andere voorwerpen kiezen, daar het te verwachten was dat de moeilijkheden, die aan het onderzoek in den weg stonden, bij snelle bewegingen het gemakkelijkst te overwinnen zouden zijn.

Ik zou echter den weg van het zuiver experimenteele onderzoek verlaten, zoo ik de voor Sicyos gevonden resultaten, zonder verdere proeven, voor alle groeikrommingen geldig verklaarde.

Ook is het algemeen resultaat van te groot belang, om thans, nu de methoden voor het experimenteele onderzoek gevonden zijn, alleen naar analogie te beslissen. Zulk een handelwijze moge vroeger geoorloofd en doelmatig geweest zijn, thans is zij dit voorzeker niet meer.

Ik heb daarom in de eerste plaats de bewegingen van ranken van andere planten, met het oog op de hier behandelde vragen, bestudeerd, in de tweede plaats echter ook de groeikrommingen van andere organen. Deze laatsten zullen in het volgende hoofdstuk besproken worden.

Daar de proeven met ranken slechts herhalingen van die met Sicyos waren, kan ik voor de algemeene beschrijving en de in acht te nemen voorzorgen verwijzen naar de in de vorige hoofdstukken gegeven beschrijving der methode, en ga ik dus terstond tot de behandeling der proeven zelven over.

A. CUCURBITA PEPO.

I. *Plasmolyse tijdens de epinastische strekking.*

Een jonge hoofdrank en een zijrank, beiden nog hyponastisch gewonden (bovenzijde concaaf) werden in de zoutoplossing ge-

bracht. Als zoutoplossing gebruikte ik in deze en alle volgende proeven dezelfde oplossing als in de proeven met Sicyos, namelijk 20 pCt. chloornatrium. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de plasmolyse	1 1/4	1 1/8
Na 1/2 uur	1 1/2	1 1/2
„ 20 „	2	1 1/2

In beide gevallen nam dus het aantal windingen, ten gevolge van de opheffing van den turgor, toe. De turgoruitrekking was dus aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

II. *Plasmolyse tijdens de epinastische oprolling.*

Drie op elkander volgende ranken van een zelfden tak, allen reeds beginnende de epinastische krommingen in de onderste helft te maken, en een eveneens epinastisch opgerolde zijrank, (N°. 4) werden in de zoutoplossing gebracht. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.	N°. 4.
Vóór de plasmolyse	1 1/4	3 1/8	3 1/2	2 1/4
Na 40 minuten	3/4	2 3/4	3 1/4	2
„ 5 uur	—	—	2 7/8	1 3/4
„ 20 „	3/4	2 3/4	2 3/4	1 1/2
Totale vermindering	1/2	3/8	3/4	3/4

In alle exemplaren nam dus het aantal windingen ten gevolge van de opheffing van den turgor af. De turgoruitrekking was dus aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

III. *Plasmolyse tijdens de kromming om een steunsel.*

Drie rechte ranken aan potplanten, die den vorigen dag in de kamer gebracht waren, werden voor dit doel uitgekozen. Des morgens om half tien (5 Augustus) werd de onderzijde met een 2 m.M. dik ijzerdraad in aanraking gebracht; na korten tijd begon de beweging. Zij duurde bij N°. 1: 20 minuten, bij N°. 2: 70 min. en bij N°. 3: 4½ uur. Daarna werden de ranken geplasmolyseerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.
Vóór de plasmolyse	1 1/4	3/8	7/8
Daarna	0	0	1/4

Bij N°. 1 en 2, die zich snel bewogen hadden, werd de rank bij opheffing van den turgor geheel recht; bij N°. 3, die een langzame beweging had gehad, was reeds een belangrijk deel der kromming door groei gefixeerd.

De beweging bestond dus grootendeels in een eenzijdige vermeerdering der turgoruitrekking.

IV. *Injectie tijdens de epinastische strekking.*

Twee jonge, nog met de bovenzijde concaaf opgerolde ranken werden uit den tuin genomen, en onder water onder de luchtpomp geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	$2^1/_2$	$1^1/_2$
Na $1^3/_4$ uur	2	1
„ $3^1/_2$ „	$1^3/_4$	1
„ 7 „	—	1
„ 24 „	1	0

De injectie met water had dus tijdelijk een versnelling der bewegingen ten gevolge.

V. *Injectie tijdens de kromming om een steunsel.*

Twee ranken, die in den tuin om een steunsel even begonnen waren zich te krommen, werden afgeknipt en onder de luchtpomp geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.
Vóór de injectie	$^1/_4$	$^1/_8$
Na $1^3/_4$ uur	$^3/_4$	1
„ $3^1/_2$ „	$^1/_4$	$^1/_8$
„ 7 „	0	0

Bedenkt men, dat de nawerking na wegneming van het steunsel steeds slechts zwak is, dan ziet men dat de injectie met water de kromming in beide gevallen aanzienlijk versterkt heeft. Nadat de werking der injectie had opgehouden, strekten zich de ranken weer recht.

VI. *Injectie tijdens de kromming om een steunsel.*

Drie ranken hadden in den tuin om steunsels een aantal win-

dingen gemaakt, en werden toen geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.
Vóór de injectie	4	$1^5/_8$	$2^1/_4$
Na $1^3/_4$ uur	$7^1/_2$	3	$7^1/_2$
„ $3^1/_2$ „	$8^3/_4$	3	$7^1/_2$
„ 7 „	$8^1/_2$	$2^5/_8$	—
„ 20 „	$6^1/_2$	1	-

De windingen werden bij de injectie talrijker en enger, ze strekten zich niet over een grooter deel der rank uit; top en basis bleven recht. N°. 3 werd na $3\frac{1}{2}$ uur geplasmolyseerd, en verloor daardoor slechts $1\frac{1}{2}$ van de $7\frac{1}{2}$ windingen.

De versterking der kromming door injectie was in al deze drie exemplaren zeer aanzienlijk.

Conclusiën.

Bij *Cucurbita Pepo*:

1. is de turgoruitrekking tijdens de epinastische bewegingen aan de bovenzijde grooter dan aan de onderzijde der ranken;

2. berust de kromming der ranken ten gevolge van prikkeling, aanvankelijk ten minste, grootendeels op vermeerderde turgoruitrekking der bovenzijde;

3. is de turgorkracht, tijdens de epinastische strekking; niet geheel verzadigd;

4. vermeerdert de prikkel de turgorkracht der bovenzijde tijdelijk zeer aanzienlijk.

B. ECHINOCYSTIS LOBATA.

VII. *Plasmolyse van een rank met topkrulling.*

Een rank, die zich ten gevolge van onbekende prikkeling aan haar top tot $1\frac{3}{4}$ winding had opgewonden, werd in de zoutoplossing gebracht en verloor daar in één uur $1\frac{1}{4}$ winding; daarna bleef zij onveranderd en had ook na 4 uur nog $\frac{1}{2}$ winding. De opheffing van den turgor had dus een gedeeltelijk verlies der kromming ten gevolge.

VIII. *Plasmolyse tijdens de kromming om een steunsel.*

Een rank eener potplant, die in de kamer stond, maakte in $\frac{1}{2}$ uur om een ijzerdraad van 2 mM. dikte $\frac{1}{4}$ winding. Toen geplas-

molyseerd, strekte zij zich in een uur recht, zoodat alle spoor van buiging op de aangeraakte plaats verdween. Daarna kromde zij zich met den bovenkant concaaf tot bijna ½ w. in zeer groote bocht. De prikkeling had dus nog geen, bij plasmolyse blijvende, verandering teweeggebracht.

IX. *Injectie tijdens de epinastische strekking.*

Een rank had zich met de bovenzijde convex over haar geheele lengte in wijde windingen opgerold. Het aantal windingen bedroeg:

Vóór de injectie	3¼
Na 45 minuten	4¾
„ 4 uur	5¾

De injectie had dus tijdelijk een aanzienlijke versnelling der beweging ten gevolge.

X. *Injectie van een rank met topkrulling.*

Een rank had zich, ten gevolge van toevallige aanraking met andere voorwerpen, aan haar top tot ¾ winding gebogen. Toen werd zij met water geïnjicieerd en veranderde daarna hare kromming als volgt:

Vóór de injectie	¾
Na 20 minuten	1¼
„ 1 uur	1¼
„ 2 „	¼
„ 4 „	0.

Dus eerst een snelle toeneming der beweging, daarna werd de rank weer geheel recht.

XI. *Injectie tijdens de kromming om een steunsel.*

Een rank eener potplant had in omstreeks zes uur om een steunsel een aantal zeer losse windingen gemaakt; de top was nog geheel recht. Toen werd zij geïnjicieerd. Het aantal windingen bedroeg:

Vóór de injectie	2⅞
Na 6 minuten	4¼
„ 2 uur	4¼
„ 5 „	8¼
„ 20 „	24

De injectie had dus eerst een zeer aanzienlijke versnelling, daarna echter een periode van vertraging der beweging ten gevolge. Aan het eind combineerde zich de epinastische oprolling met de reeds voorhanden windingen.

Conclusiën.

De ranken van Echinocystis lobata, die in den knoptoestand niet hyponastisch opgerold zijn, gedragen zich tijdens de epinastische oprolling en de prikkelbewegingen in de onderzochte punten juist zooals die van Sicyos angulatus:

1. tijdens de epinastische oprolling is de wateraantrekkende kracht van het parenchym der bovenzijde niet verzadigd;
2. bij krommingen om steunsels of ten gevolge van onbekende prikkels, neemt de turgor van het parenchym der bovenzijde aanzienlijk toe; deze krommingen bestaan aanvankelijk geheel uit turgoruitrekking, later ten deele ook uit een bij plasmolyse blijvende verandering (groei).

C. BRYONIA DIOICA.

XII. *Plasmolyse tijdens de epinastische strekking.*

Drie jonge ranken, nog met de bovenzijde concaaf gekruld, werden geplasmolyseerd. Zij veranderen daardoor het aantal windingen op de volgende wijze:

	N°. 1.	N°. 2.	N°. 3.
Vóór de plasmolyse	3	1¼	½
Na 2½ uur	3¼	1½	¾
„ 20 „	3¼	1½	¾

Bij allen nam dus het aantal windingen ten gevolge van de opheffing van den turgor toe; de turgoruitrekking was dus aan de sneller groeiende bovenzijde grooter dan aan de onderzijde.

XIII. *Plasmolyse tijdens de epinastische kromming.*

Een rank die reeds 2¼ epinastische windingen gemaakt had, werd geplasmolyseerd; na korten tijd bedroeg het aantal windingen 1½, en bleef sedert onveranderd. De epinastische windingen berustten dus ten deele op turgoruitrekking.

XIV. *Plasmolyse tijdens de kromming om een steunsel.*

Een rank had om een steunsel 3 windingen gemaakt; de top was nog bijna recht. In de zoutoplossing werden de windingen allengs wijder en minder; na twee uur was er nog slechts ééne winding overgebleven.

Conclusiën.

1. Bij de epinastische bewegingen is de turgoruitrekking der bovenzijde grooter dan die der onderzijde.
2. Hetzelfde is het geval bij de prikkelbewegingen.

D. PASSIFLORA GRACILIS.

XV. *Plasmolyse tijdens de epinastische kromming.*

Drie ranken, die de epinastische beweging in de onderste helft reeds begonnen hadden, werden in den tuin afgesneden en geplasmolyseerd. Het aantal windingen bedroeg:

	N⁰. 1.	N⁰. 2.	N⁰. 3.
Vóór de plasmolyse	$^3/_4$	$3^1/_4$	$7^1/_2$
Na 20 uur	$^1/_4$	$1^5/_8$	$5^1/_4$

Ofschoon het stadium der epinastische beweging zeer verschillend was, berustte deze toch in alle gevallen ten deele op turgoruitrekking, ten deele op een bij plasmolyse blijvende verandering.

Algemeene conclusie.

De medegedeelde proeven bewijzen, dat de rol van den turgor en den groei bij de bewegingen der ranken van andere planten in hoofdzaken dezelfde is als bij de bewegingen der ranken van Sicyos.

VIII. *Over het aandeel van turgor en groei aan eenige andere groeikrommingen.*

Nu wij weten, dat de voor de bewegingen der ranken van Sicyos gevonden betrekking tusschen turgor en groei ook voor de bewegingen der ranken in het algemeen geldt, krijgt het vermoeden, dat ook bij andere groeikrommingen van veelcellige organen dezelfde betrekking zal bestaan, een groote waarschijnlijkheid. Te meer is dit het geval, wanneer men bedenkt, dat de beide

hoofdtypen der groeikrommingen, de door uitwendige en de door inwendige oorzaken veroorzaakte, bij de ranken vertegenwoordigd zijn, en in hoofdzaken geheel op dezelfde wijze tot stand komen.

Ik heb getracht, omtrent de juistheid van dit vermoeden langs experimenteelen weg zekerheid te verkrijgen. Daarbij heb ik mij bijna uitsluitend bepaald tot de beantwoording der vraag naar het aandeel van turgoruitrekking en groei aan de groeikrommingen. Deze vraag toch kon, volgens de plasmolytische methode, met volkomen zekerheid beantwoord worden. Zij vormt de basis van mijne geheele onderzoeking: het punt waarom, om zoo te zeggen, alles draait. Op dit punt heerscht tegenwoordig de meeste onzekerheid en het grootste verschil in gevoelen tusschen de verschillende onderzoekers. Zijn deze onzekerheid en deze oneenigheid eenmaal verdreven door een experimenteel bewijs, en is daardoor de innige verwantschap van al deze verschijnselen onderling duidelijk gebleken, dan zal men ook wel geen bezwaar hebben tegen de meening, dat ook op de overige punten dezelfde overeenkomst tusschen alle groeikrommingen van veelcellige organen bestaat, en dat het dus geoorloofd is, de voor Sicyos gewonnen resultaten op de groeikrommingen van veelcellige organen in het algemeen toe te passen.

Aan het slot zal ik enkele injectieproeven met geotropisch gekromde organen vermelden. Ik heb deze volledigheidshalve gedaan, en ook om een oordeel daarover te hebben, of de versterking der beweging in deze gevallen even aanzienlijk zou zijn als bij de ranken van Sicyos. Daar dit op verre na niet het geval was, waren de resultaten niet zoo sprekend, dat zij mij aanspoorden tot een herhaling der injectieproeven met organen, die zich tengevolge van andere oorzaken kromden.

Omtrent de vraag, of bij de groeikrommingen van andere organen de turgorkracht van het parenchym, of wel de rekbaarheid van vaatbundels, hypodermis en epidermis toeneemt, heb ik geen proeven genomen. Ik heb reeds bij gelegenheid mijner kritiek van Hofmeister's beschouwingswijze (pag. 526) aangetoond, dat een isoleering van het merg van de peripherische lagen deze vraag niet kan beslissen; alles leidt er toe om aan te nemen dat, wanneer een toeneming van de turgorkracht van het parenchym de krommingen veroorzaakt, deze toeneming niet in het centrale, maar in het peripherische gedeelte zal plaats vinden. Eene verwijdering van opperhuid, hypoderm en vaatbundels, zonder beschadiging van het

schorsparenchym, is bij verreweg de meeste stengelorganen eenvoudig onuitvoerbaar; mij stonden geene voorwerpen ten dienste, welke ik met succes aan deze operatie had kunnen onderwerpen [1]).

Maar tal van gronden maken het meer dan waarschijnlijk, dat ook hier de uitkomsten van het onderzoek, als het mogelijk was, slechts de met Sicyos verkregen resultaten zouden bevestigen. Een aantal dezer argumenten heb ik reeds in de inleiding tot het Ve hoofdstuk uiteengezet. Thans wijs ik er op, dat bij de geotropische en heliotropische krommingen van wortels reeds uit den anatomischen bouw ten duidelijkste blijkt, dat de vaatbundels slechts een passieve rol spelen en dat het peripherisch parenchym daarentegen door actieve werkzaamheid de kromming veroorzaakt.

De methode, die ik bij de in dit hoofdstuk te beschrijven proeven gevolgd ben, bestaat in het algemeen in een combinatie van de reeds vroeger door mij voor het onderzoek van groeikrommingen gebruikte methode [2]), met de plasmolytische. Daar de meting van den graad van kromming en van de verandering daarvan door de plasmolyse in de meeste gevallen op dezelfde wijze geschiedde, wil ik deze, om herhalingen te vermijden, vooraf beschrijven.

De bepaling van den graad van kromming geschiedde door middel van den cyclometer [3]), een papier, waarop een aantal concentrische kringen met stralen van bekende grootte getrokken zijn. De stralen waren 1, 2, 3 enz. cM. lang; de langste 25 cM. Het gekromde voorwerp wordt op dit papier zoolang verschoven, tot zijn kromming met een der cirkels samenvalt; men kent dan zijn krommingsradius. Daarna wordt het voorwerp in een vlak schaaltje met de zoutoplossing gebracht; deze was steeds 20 pCt. chloornatrium. Het vocht staat meestal slechts 1 cM. hoog in het schaaltje, de gekromde voorwerpen liggen er dus van zelf ongeveer horizontaal in. Om nu na eenige uren de kromming in plasmolytischen toestand te bepalen, wordt het schaaltje op den cyclometer gezet en het voorwerp daarin verschoven, tot het, horizontaal liggende, met een der cirkels samenvalt; men leest dan den krommingsradius weer af. Wegens de buigzaamheid der plas-

---

1) Wellicht zal men bij eenig zoeken onder bilaterale organen, bijv. bladstelen, geschikte voorwerpen voor deze proef vinden.

2) Zie pag. 137.

3) „ „ 165.

molytische takken, is het beter ze in de zoutoplossing te onderzoeken, dan ze er uit te nemen; dezelfde omstandigheid maakt ook dat alle toevallige mechanische kromming zeer voorzichtig vermeden moet worden.

De beschreven uiterst eenvoudige methode bleek ook voor dit doel volkomen voldoende te zijn; de resultaten zijn in verreweg de meeste gevallen verre boven allen twijfel verheven. Een nauwkeuriger methode heeft, bij de dikwijls onregelmatige krommingen, weinig kans van doelmatig te zijn, ook zouden daarbij storende invloeden, welke bij mijne methode slechts weinig in het gewicht vallen, allicht de grootere nauwkeurigheid geheel denkbeeldig maken. Onder deze storende invloeden noem ik o. a. deze, dat dikkere organen, die den turgor slechts langzaam verliezen, daarbij soms een langzaam schommelende beweging maken, vóór ze, geheel plasmolytisch, een constante kromming aannemen. De oorzaak van dit verschijnsel is mij onbekend.

In de tabellen vindt men dus, als maat der kromming, steeds de krommingsradiën in cM. opgegeven; hoe grooter de krommingsradius, des te zwakker is natuurlijk de kromming.

Ik ga thans over tot de beschrijving der proeven.

I. *Geotropische kromming van groeiende stengels.*

Jonge, volkomen rechte, bloemstelen met nog niet geopende knoppen of inflorescentiën, werden in den tuin afgesneden, terstond onder water gedompeld en zoo naar het laboratorium gebracht. Hier werden de knoppen er afgesneden en eveneens de ondereinden, zoodat de stukken een lengte van 10—20 cM. behielden. Deze werden nu in een zinken bak horizontaal gesteld, door ze met het ondereinde in een schuinen wal van nat zand te steken. De bak werd dan gesloten om de omgeving der plantendeelen donker en vochtig te houden. Na eenigen tijd werden de voorwerpen onderzocht, en telkens die, welke zich het snelst gekromd hadden, voor de proef bestemd.

In de volgende tabel vat ik de resultaten van eenige, op verschillende dagen genomen, proeven samen; groote vergelijkbaarheid der verschillende exemplaren derzelfde soort lag niet in mijn doel. De tabel bevat 1°. opgave van den tijd, gedurende welken de bloemstelen in de horizontale stelling aan den invloed der zwaartekracht waren blootgesteld, in uren en minuten; 2°. de krommingsradiën na afloop van dien tijd, en die na een verblijf van 20

uur in de zoutoplossing; 3°. het verschil tusschen deze beiden. De temperatuur bedroeg 21—22° C.

Van de 7 eerste soorten gebruikte ik jonge bloemstelen, van Phaseolus multiflorus den jongen stengel van kiemplanten.

		Duur der geotropische kromming, in uren.	Krommingsradius in turgescenten toestand	Krommingsradius in plasmolytischen toestand	Diff.
Plantago lanceolata	I	1.36	10	22	12
	II	1.36	9	12	3
	III	24	3	3	0
	IV	24	3	3	0
Papaver Rhoeas 1)	I	1.36	4	7	3
	II	1.36	4	12	8
	III	3.25	4	8	4
	IV	3.25	2	3	1
	V	24	1	1	0
	VI	24	1	1	0
Agrostemma Githago	I	1.36	7	15	8
	II	1.36	9	17	8
	III	3.25	5	8	3
	IV	5.05	4	4½	½
	V	5.05	5	6	1
	VI	24	2	3	1
	VII	24	2	3	1
Knautia orientalis	I	1.36	3	4	1
	II	5.05	1	1½	½
	III	5.05	2	3	1
	IV	24	1	1	0
Tropaeolum majus	I	1.36	6	7	1
	II	1.36	4	5	1
	III	5.05	2½	3	½
	IV	24	3	3	0
	V	24	2	2	0
Silaus pratensis	I	1.36	15	20	5
	II	2.50	12	15	3
	III	5.05	5	9	4
	IV	5.05	6	20	14
	V	24	5	6	1
Cephalaria leucantha	I	5.05	5	7	2
	II	5.05	7	12	5
Phaseolus multiflorus, kiemplant	I	45 min.	2½	3	½
	II	3	3½	4	½

1) Het nutatievlak werd horizontaal gelegd: de nutatiekromming verdween tijdens de proef geheel.

Uit deze tabel blijkt:

1. Geotropisch gekromde stengels verliezen, als zij tijdens de kromming geplasmolyseerd worden, een deel der kromming.

2. Heeft de geotropische kromming 24 uur geduurd, dan verandert bij vele exemplaren de plasmolyse den graad van kromming niet meer.

Hieruit volgt:

3. Bij de geotropische kromming nemen aanvankelijk zoowel de turgoruitrekking als de groei aan de convex wordende zijde toe; later verdwijnt het verschil der beide zijden in turgoruitrekking en wordt de geheele kromming door groei gefixeerd.

Of ook:

4. De geotropische krommingen worden door een versterkte turgoruitrekking aan de onderzijde veroorzaakt, die harerzijds op den lengtegroei dier zijde versnellend inwerkt.

Vergelijkt men de gevonden resultaten met de bij de ranken waargenomen verschijnselen, zoo ziet men in hoofdzaak een volkomen overeenkomst. Maar tevens loopt het in het oog, hoe spoedig hier de elastische turgoruitrekking blijvende veranderingen (groei) ten gevolge heeft. Aan deze omstandigheid is het ook toe te schrijven, dat het mij niet gelukt is, in enkele gevallen de ontstane kromming door plasmolyse geheel te doen verdwijnen.

II. *Geotropische kromming van stengelgewrichten.*

Voor deze proef werden steeds jonge gewrichten gekozen, daar deze zich veel sneller geotropisch krommen dan andere. De stengel werd aan beide zijden op een afstand van 3—5 cM. van den knoop afgesneden, en het zoo geïsoleerde stuk in denzelfden zinken bak en op dezelfde wijze horizontaal gesteld als in de vorige proef. Na de kromming werden de hoeken op papier geteekend; na de plasmolyse werden de stengelstukken uit het zout genomen en op een glasplaat liggende op hetzelfde papier geteekend. Na afloop der proef werden beide hoeken met een graadboog opgemeten; in de tabellen is steeds het supplement der hoeken d. i. dus de door het zich verheffende stengeldeel doorloopen boog, opgegeven.

De stengelgewrichten liggen bij Galeopsis onder, bij Polygonum en de granen boven den knoop.

Gewrichten van:		Duur der geotropische kromming.	Vóór de plasmolyse.	Na de plasmolyse.	Diff.
Avena sativa	I	23.	30°	22°	8°
	II	„	27°	18°	9°
	III	„	26°	20°	6°
Lolium perenne	I	„	36°	27°	9°
	II	„	40°	34°	6°
	III	„	30°	26°	4°
Polygonum nodosum ...	I	3.30	40°	25°	15°
	II	„	15°	10°	5°
	III	„	30°	20°	10°
	IV	„	22°	0°	22°
Galeopsis Tetrahit	I	25	47°	42°	5°
	II	„	34°	30°	4°
	III	„	42°	37°	5°

Deze tabel leert ons, dat de nog niet voltooide geotropische kromming der stengelgewrichten ten deele op turgoruitrekking, ten deele op groei berust, in een enkel geval zelfs geheel op turgoruitrekking. Gewrichten, die reeds vóór langeren tijd zich gekromd hadden, heb ik niet onderzocht.

III. *Heliotropische kromming van stengeldeelen.*

Voor deze proeven werden deels jonge bloemstelen, deels kiemplanten gebruikt. Zij stonden in een kast, die van binnen zwart geverfd en van voren met glas gesloten was; de glasplaat reikte niet hooger dan de plantendeelen. Door een horizontalen of een weinig hellenden spiegel werd het licht, meest zonlicht, in schuins omhoog gaande richting op de plantendeelen geworpen. De bloemstelen waren afgesneden en in nat zand rechtop geplaatst; de kiemplanten stonden in een pot, en werden eerst na de heliotropische kromming afgesneden. De tabel is geheel op dezelfde wijze ingericht als in proef I.

Soorten.		Duur der heliotropische kromming.	Krommingsradius in turgescenten toestand	Krommingsradius in plasmolytischen toestand.	Diff.
Sanguisorba officinalis, bloemsteel	I	$2^1/_2$ uur	6	7	1
	II	4 „	5	6	1
Knautia orientalis, bloemsteel		$3^1/_4$ „	6	12	6
Silaus pratensis, bloemsteel .		4 „	5	8	3
Pisum sativum, half geëtioleerde kiemplant		2 „	2	3	1
Brassica Napus, hypocotyle internodiën van kiemplanten.	I	2 „	$2^1/_2$	3	$^1/_2$
	II	2 „	2	3	1

Heliotropische krommingen berusten dus, zoolang zij nog niet voltooid zijn, ten deele op turgoruitrekking, ten deele op groei.

IV. *Nutatie en slingeren.*

Nuteerende toppen van slingerplanten, deels uit den tuin, deels van kamerplanten, werden geplasmolyseerd; zij verloren daarbij een deel van hunne kromming, gelijk uit de volgende tabel blijkt. De krommingsradiën bedroegen in cM. bij

		Vóór de plasmolyse.	Daarna.
Phaseolus multiflorus	I	2	4
	II	2	5
	III	7	20
Humulus Lupulus		$1^1/_2$	2.

Slingerende toppen werden eveneens, deels met, deels zonder het steunsel in zoutoplossingen gebracht. Van *Phaseolus multiflorus* strekten daarbij twee toppen de jongste winding bijna geheel recht, de oudere deelen behielden hunne winding. Evenzoo strekte zich van twee exemplaren van *Polygonum Convolvulus* en een van *Humulus Lupulus* de top min of meer recht. Slingerende toppen van *Ipomoea purpurea* en *Dioscorea Batatas* verminderden bij plasmolyse hun kromming.

Zoowel de nuteerende, alsook de slingerende beweging berust dus ten deele op turgoruitrekking.

V. *Epinastische kromming van bladstelen.*

Bladstelen en middennerven, van de bladschijf beroofd, werden als in proef I beschreven is, in een zinken bak horizontaal gesteld, en wel zoo, dat het mediaanvlak horizontaal lag. Ze waren oorspronkelijk recht, en kromden zich in korten tijd sterk epinastisch, zonder nog geotropische beweging te toonen.

Daarop werden zij geplasmolyseerd. De metingen, op dezelfde wijze in tabel gebracht als in proef I, gaven de volgende resultaten:

		Duur der epinastische kromming.	Krommingsradius in turgescenten toestand.	Krommingsradius in plasmolytischen toestand.
Malva sylvestris, bladsteel . .	I	1u.05	2	∞
	II	„	1	∞
	III	„	3	∞
	IV	2.10	2	∞
	V	„	3	8
	VI	4.30	3	7
Cannabis sativa, bladsteel.		0.55	3	4
Nicotiana Tabacum, middennerf . . .		4.30	2	∞
„ rustica „		„	6	7
Helianthus tuberosus „		2.30	4	10
Xanthium echinatum „		4.30	5	∞

Het teeken ∞ beduidt, dat de voorwerpen weer ongeveer recht geworden waren.

De epinastische krommingen, in den korten tijd van enkele uren verkregen, gaan dus bij plasmolyse geheel of ten deele verloren, en berusten dus geheel of ten deele op turgoruitrekking.

Verder heb ik de bladstelen van Leonurus Cardiaca onderzocht. De bladen zijn tegenovergesteld, en de kleine bladstelen behouden in hun onderste gedeelte, dicht bij de plaats van vasthechting aan den stengel, het vermogen om zich te krommen eenigen tijd, nadat het overige deel van den bladsteel dit verloren heeft. Knipt men uit een stengel een internodium met den daarboven liggenden knoop en zijn twee bladstelen, snijdt men dan de bladschijven af, en steekt het voorwerp zóó in den zandwal van den voor proef I gebruikten zinken bak, dat het vlak der beide bladstelen horizon-

taal ligt, dan ziet men in zeer korten tijd den hoek, dien de beide bladstelen met elkander maken, grooter worden.

Dit is klaarblijkelijk een gevolg daarvan, dat, na opheffing van den invloed der geotropie, de bovenkant zich sneller gaat verlengen dan de onderkant. Deze epinastische beweging vindt echter uitsluitend in de basis der bladstelen plaats, het overige blijft recht.

Vier zulke voorwerpen, die zich in één uur zeer sterk epinastisch bewogen hadden, werden daarop geplasmolyseerd. Daarbij werden de hoeken der bladstelen kleiner, en wel

bij	N°.	I	van	100°	tot 70°
„	„	II	„	90°	„ 60°
„	„	III	„	90°	„ 50°
„	„	IV	„	80°	„ 55°

Een zeer belangrijk gedeelte der epinastische beweging berustte dus op turgoruitrekking.

VI. *Injectie van geotropisch gekromde bloemstelen.*

Om te zien of de geotropische kromming door injectie met water versterkt wordt, werden bloemstelen op dezelfde wijze in een zinken bak horizontaal geplaatst als bij proef I beschreven is. In plaats van daarna in een sterke zoutoplossing gebracht te worden, werden ze onder de luchtpomp met water geïnjicieerd, en bleven daarna in vlakke schaaltjes met water.

De vergelijking van de kromming vóór en na de injectie toonde in de meeste gevallen een duidelijke versnelling der beweging aan, zoo b.v. bij jonge bloemstelen van *Plantago lanceolata, Agrostemma Githago, Knautia orientalis,* e. a.; in andere gevallen was de toeneming der kromming niet zoo aanzienlijk, dat zij met zekerheid van de gewone nawerking kon onderscheiden worden. Het kwam mij voor, dat de gevolgen der injectie, alhoewel hier niet zoo gemakkelijk waar te nemen als bij de ranken, in vele opzichten een nader onderzoek waard waren, en dat van zulk een onderzoek wellicht resultaten mogen verwacht worden, die tot opheldering van belangrijke vragen over de oorzaken der groeikrommingen kunnen bijdragen.

Algemeene conclusiën.

1. In eenige gevallen gelukte het mij aan te toonen, dat de krommingsbeweging aanvankelijk uitsluitend op eenzijdige toeneming der turgoruitrekking berust (epinastische kromming van

bladstelen en bladmiddelnerven, geotropie der knoopen van Polygonum).

2. In eenige andere gevallen bleek de kromming ten slotte uitsluitend op groei te berusten (geotropie van stengels).

3. In verreweg de meeste gevallen onderzocht ik voorwerpen, wier kromming reeds eenigen tijd geduurd had, maar nog niet voltooid was; het bleek dat hierbij de kromming steeds ten deele op turgoruitrekking en ten deele op groei berust, onverschillig welke de oorzaak der beweging was.

In alle onderzochte punten bestaat dus een volkomen overeenkomst tusschen al deze verschijnselen en de bewegingen der ranken van Sicyos. Dit geeft ons het recht om aan te nemen, dat ook in de overige essentieele opzichten zulk een overeenkomst bestaat.

IX. *Overzicht der resultaten.*

Mijne onderzoekingen hadden voornamelijk ten doel, het antwoord op de in den aanvang gestelde vraag te geven, *welk het aandeel van turgor en groei aan de groeikrommingen van veelcellige organen is.* Deze voor de leer van den groei in het algemeen zoo belangrijke vraag had men tot nu toe steeds slechts naar analogie trachten te beantwoorden. Mijne proeven geven op haar ten antwoord:

De oorzaak van groeikrommingen ligt in een vergrooting van de turgorkracht in de cellen der later convex wordende zijde.

Deze vergrooting van de turgorkracht heeft natuurlijk ten gevolge, dat de cellen dezer zijde meer water opnemen, zich dus sterker vergrooten. Hiermede begint de kromming.

De vergrooting der cellen heeft een uitrekking der celwanden tengevolge, en deze versnelt den lengtegroei. Hierdoor wordt de ontstane kromming als het ware gefixeerd.

Uit dit antwoord blijkt, dat de groeikrommingen zich op een zeer eenvoudige wijze aansluiten aan de door Sachs opgestelde theorie van den groei, want, is eenmaal de toeneming der turgorkracht als oorzaak der krommingen bekend, dan laat zich de verdere toedracht zonder moeite uit deze theorie afleiden.

De medegedeelde proeven veroorloven ons echter nog dieper in het mechanisme der groeikrommingen in te dringen, en nog nader het verband tusschen deze verschijnselen en den lengtegroei zelven te leeren kennen. Het is hiertoe noodig, de turgorkracht zelve nader te beschouwen.

De turgorkracht is de wateraantrekkende kracht van de in het celvocht opgeloste stoffen, zooals deze zich door het levend protoplasma heen op de omgeving kan doen gelden. Het levend protoplasma laat het water gemakkelijk door zich heen gaan, de in het celvocht opgeloste stoffen echter niet of zeer moeilijk. Het gevolg hiervan is, dat levende cellen wel water uit hare omgeving opzuigen, maar daarvoor geen andere stoffen afgeven, tenminste niet in merkbare hoeveelheid.

Het is duidelijk dat de grootte der turgorkracht, bij gegeven eigenschappen van het protoplasma en den celwand, voornamelijk van den aard en de hoeveelheid der in het celvocht opgeloste stoffen zal afhangen. Elke verandering van de hoeveelheid dezer stoffen, en vooral van diegene onder haar, die de grootste aantrekkingskracht voor water hebben, zal natuurlijk de turgorkracht veranderen.

De grootte der turgorkracht hangt echter niet eenvoudig van de absolute hoeveelheid dezer osmotische werkzame stoffen af, maar van den concentratiegraad, waarin zij in het celvocht voorkomen. Wanneer dus de turgorkracht werkzaam is, en door wateropneming de cel vergroot, zal zij daarbij noodzakelijkerwijze zich zelve kleiner maken. Omgekeerd zal elk verlies van water, dat de cel ondergaat, de turgorkracht vergrooten.

De turgorkracht hangt dus, onder de gegeven omstandigheden, af:

1. van de hoeveelheid en den aard der osmotisch werkzame stoffen.

2. van het watergehalte der cellen.

Bij den groei, en eveneens bij de groeikrommingen, neemt het volumen der cellen onder wateropneming steeds toe; ten gevolge daarvan zou dus de turgorkracht steeds af moeten nemen. Waar dit nu niet geschiedt, kan de oorzaak alleen in een vermeerdering van de hoeveelheid der osmotische werkzame stoffen in het celvocht liggen.

Deze conclusie volgt, gelijk men ziet, met noodzakelijkheid uit mijne beschouwingswijze van den turgor [1]. Beschouwen wij thans de in de vorige hoofdstukken beschreven feiten van dit standpunt uit. Ik kies daartoe enkele gevallen als voorbeelden uit.

I. *Werking van den prikkel op ranken.* Ik kies hiertoe de rank van Sicyos, die op pag. 593 in proef XII als N°. 4 beschreven is. Deze

1) Zie p. 86.

rank was recht, en boog zich om een steunsel tot ½ winding. Het gekromde deel was 5 mM. lang, daaronder en daarboven was de rank recht gebleven. Toen werd zij geïnjicieerd en rolde zich in twintig minuten tot 7¼ enge windingen op; daarbij werden de vóór de injectie rechte deelen der rank gekromd, en wel des te sterker naarmate zij dichter bij het punt lagen, waar het steunsel de rank aanraakte.

Gaan wij de verandering na, die de prikkel in de beide rechtgebleven deelen naast het gekromde deel teweeg gebracht had. Het gevolg van deze verandering was het vermogen zich bij injectie met water tot enge windingen op te rollen, dus het vermogen van het parenchym om zich in dat geval zeer sterk uit te zetten, in een woord, blijkens onze vroegere uiteenzettingen, een toeneming van de turgorkracht van het parenchym.

Daar nu de rechtblijvende deelen onder den invloed van den prikkel geen uitwendig zichtbare verandering ondergaan, is het duidelijk dat deze toeneming der turgorkracht niet op een vermindering van het watergehalte, maar alleen op een toeneming van de hoeveelheid der osmotisch werkzame stoffen kan berusten. De werking van den prikkel op de beide rechtblijvende deelen naast het gekromde deel, bestaat dus daarin, dat de hoeveelheid der osmotisch werkzame stoffen in het parenchym toeneemt, d. i. dus, dat een nieuwe hoeveelheid van die stoffen geproduceerd wordt.

Het is duidelijk, dat de prikkel dezelfde werking ook op dat deel uitoefent, dat rechtstreeks met het steunsel in aanraking is. Verder leert het resultaat der injectie, dat de werking van den prikkel op zekeren afstand van het steunsel geringer wordt en eindelijk ophoudt. Wij mogen dus met zekerheid besluiten:

De prikkel veroorzaakt een productie van osmotisch werkzame inhoudsstoffen in de cellen van het parenchym.

Deze productie is des te aanzienlijker, naarmate de cellen minder ver van de aangeraakte plaats verwijderd zijn.

Het is duidelijk dat ook voor de overige gevallen deze conclusie geldig is.

II. *Het begin der epinastische oprolling.* De in proef VII blz. 590 beschreven rank had 1½ epinastische winding gemaakt, zij werd toen geïnjicieerd. Het reeds gekromde deel kromde zich daardoor zooveel sterker, dat het na 7 minuten 2½ winding vormde.

In een rechte rank veroorzaakt injectie met water geen kromming.

Tijdens het begin der epinastische beweging waren dus de cellen van het parenchym van het zich krommende deel grooter geworden; tegelijkertijd was haar turgorkracht toegenomen. Er was dus tijdens deze beweging een zekere hoeveelheid osmotisch werkzame stoffen gevormd, waarvan, om het zoo eens uit te drukken, een deel door wateropneming de kromming had veroorzaakt; terwijl een ander deel nog inactief was, en eerst door de injectie als actieve turgorkracht optrad.

De oorzaak van het begin der epinastische beweging bestaat dus in een afzondering van osmotisch werkzame stoffen in het parenchym.

III. *Oorzaak der epinastische krommingen.* Rechte ranken krommen zich door injectie met water niet. Daaruit blijkt dat de toevoer van water door de weefsels der rank in dezen tijd groot genoeg is om de turgorkracht geheel actief te maken. Ranken, die zich geheel en al opgerold hebben, en opgehouden hebben zich te bewegen, veranderen hare kromming bij injectie met water evenmin. Ook bij haar is de turgorkracht geheel actief. In beide toestanden verkeeren de ranken ten opzichte der epinastische bewegingen in rust. Tijdens de epinastische strekking van jonge ranken en de oprolling van oudere ranken, heeft injectie met water steeds een versnelling der beweging ten gevolge. Een gedeelte der turgorkracht is dan dus inactief.

Hieruit volgt nu rechtstreeks, overeenkomstig de uiteengezette beschouwingen, *dat, tijdens de epinastische bewegingen voortdurend osmotisch werkzame stoffen in het parenchym worden afgezonderd,* dat de hoeveelheid dezer stoffen voortdurend toeneemt. Want alleen hierdoor kan steeds een gedeelte inactief gehouden worden; hield de productie op, dan zou spoedig door den normalen toevoer van water alle turgorkracht actief worden.

Niettegenstaande deze voortdurende productie van osmotisch werkzame stoffen, behoeft de turgorkracht tijdens de epinastische krommingen niet toe te nemen. Dit wordt duidelijk, als men bedenkt, dat de concentratie der osmotisch werkzame stoffen, door de voortdurende opneming van water, steeds verminderd wordt.

IV. *Lengtegroei der ranken.* Onafhankelijk van de besproken bewegingen, groeien de ranken ook in haar geheel in de lengte, zoowel tijdens de epinastische strekking, als daarna, wanneer zij recht zijn. Het is echter duidelijk, dat deze groei in het algemeen op dezelfde oorzaken moet berusten als de groeikrommingen. Ook hier mogen wij dus aannemen, dat voortdurend osmotisch werkzame stoffen in het parenchym worden afgezonderd, die de ver-

grooting van dit weefsel door wateropneming, en zoodoende den groei der rank, veroorzaken. Of daarbij de turgorkracht op den duur toe- of afneemt, is voor onze beschouwingen voorloopig onverschillig.

De conclusie uit de medegedeelde redeneeringen ligt thans voor de hand:

De oorzaak van den groei, van de epinastische en van de prikkelbewegingen, is gelegen in de productie van osmotisch werkzame stoffen in het parenchym.

En hieruit volgt dan als van zelf, dat de prikkel niets anders doet, dan het proces van afzondering dezer stoffen, dat in de niet geprikkelde rank langzaam voortgaat, plotseling te versnellen. Deze versnelling is, blijkens alle medegedeelde feiten, slechts van voorbijgaanden aard, eveneens is zij plaatselijk beperkt. Wij kunnen dus zeggen:

Door den prikkel wordt het proces van afzondering van osmotisch werkzame stoffen, dat de oorzaak van den groei is, tijdelijk en plaatselijk versneld.

Passen wij thans, hetgeen wij zoo even voor de ranken van Sicyos gevonden hebben, op den groei en de groeikrommingen van andere plantendeelen toe. De overeenkomst tusschen al deze verschijnselen is ons in de beide vorige hoofdstukken gebleken een zeer groote te zijn, zoo groot, dat er geen reden bestaat om niet voor allen dezelfde verklaring waarschijnlijk te achten.

De krommingen van groeiende plantendeelen, hetzij zij door uitwendige of door inwendige oorzaken worden te voorschijn geroepen, worden door eene vergrooting van de turgorkracht aan de eene zijde van het plantendeel veroorzaakt. Deze vergrooting van de turgorkracht kan natuurlijk slechts door de vorming van een zekere hoeveelheid osmotisch werkzame stoffen tot stand komen.

In jeugdige, snelgroeiende stengelorganen is de grootte van de turgorkracht volgens mijne waarnemingen slechts aan geringe veranderingen onderhevig [1]). Hieruit volgt, daar het volumen der cellen gedurende den groei voortdurend toeneemt, dat er voortdurend productie van osmotisch werkzame stoffen moet plaats vinden om de osmotische kracht van het celvocht steeds ongeveer op dezelfde hoogte te houden.

Bij geotropische, heliotropische en andere groeikrommingen

1) Zie blz. 485.

wordt dus, evenals bij de prikkelbewegingen der ranken, een proces, dat anders langzaam en gelijkmatig verloopt, tijdelijk aan de eene zijde van het plantendeel versneld, of wel:

De zwaartekracht en het licht veroorzaken, evenals andere prikkels, daardoor krommingen van groeiende veelcellige plantendeelen, dat zij de productie van osmotisch werkzame stoffen in de cellen, waardoor de lentegroei veroorzaakt wordt, tijdelijk aan de eene zijde van het plantendeel versnellen.

Tot nu toe heb ik de in het celvocht voorkomende, opgeloste stoffen in het algemeen als osmotisch werkzaam beschouwd, zonder in nadere beschouwingen omtrent de natuur dezer stoffen te treden, en zonder te vragen, of wellicht bepaalde stoffen daarbij een belangrijker rol spelen dan andere. Bij het groote belang, dat deze stoffen krachtens de medegedeelde redeneeringen voor de mechanische theorie van den groei blijken te bezitten, is het wenschelijk ook op deze vraag een antwoord te vinden.

De onderzoekingen over de oorzaken van de bewegingen der ranken van Sicyos, veroorloven mij in dit opzicht een stap verder te gaan dan vroeger.

De waarneming, dat oplossingen van sommige anorganische zouten met veel grooter kracht water aan levende cellen onttrekken kunnen dan suikeroplossingen van gelijke concentratie, en andere daarmede samenhangende feiten, deden mij vroeger de meening huldigen, dat het voornamelijk zulke zouten of andere, met hen in deze eigenschap overeenkomende stoffen zijn, die de voornaamste rol bij den turgor spelen[1]. Suiker, eiwit, gom en dergelijke stoffen konden daaraan toch slechts een ondergeschikt aandeel nemen.

In het celvocht van de parenchymcellen van groeiende plantendeelen komen, behalve suiker en anorganische zouten, algemeen ook nog de plantenzuren voor, en deze komen met de bedoelde anorganische zouten juist in de bedoelde eigenschap, namelijk in hunne zeer groote aantrekkingskracht voor water, overeen. Van de aanwezigheid van een vrij zuur (of van zure zouten) in het parenchym van de ranken van Sicyos, kan men zich zeer gemakkelijk overtuigen, als men overlangs doorgesneden stukken, na verwijdering van het niet merkbaar zure vocht dat uit de vaatbundels komt, op blauw lakmoes-papier sterk drukt. De parenchymcellen worden dan gekneusd, en een roode indruk van het

1) Zie pag. 86 en pag. 395.

voorwerp is op het papier zichtbaar. Geen andere opgeloste inhoudsstoffen dan suikersoorten, anorganische zouten en organische zuren en zouten komen in parenchymcellen van groeiende plantendeelen zoo algemeen voor, dat zij hier in aanmerking zouden kunnen komen.

Vestigen wij thans onze aandacht op de snelle bewegingen, die ranken van Sicyos na prikkeling maken, of op de zeer aanzienlijke versnelling, die deze bewegingen na injectie der rank met water vertoonen. Welke stoffen kunnen in zoo korten tijd in voldoende hoeveelheid geproduceerd worden, om dit verschijnsel te verklaren? Natuurlijk de suiker niet. Evenmin de anorganische zouten, die slechts uiterst langzaam van buiten in de cellen diffundeeren. Er blijven dus alleen de plantenzuren [1]) over, en een plotselinge productie van deze in levende cellen kan uit geen enkel oogpunt als onwaarschijnlijk beschouwd worden. Men mag dus, met zekeren graad van waarschijnlijkheid, het vermoeden uitspreken, dat de osmotisch werkzame stoffen, die tengevolge van prikkeling in het parenchym der ranken van Sicyos afgezonderd worden, plantenzuren zijn.

Daar nu echter, volgens hetgeen wij hierboven zagen, de werking van de prikkels eenvoudig in de tijdelijke versnelling van een proces bestaat, dat anders langzaam verloopt, en de voor den groei benoodigde krachten levert, zoo leidt het uitgesproken vermoeden noodzakelijk tot een tweede vermoeden, dat namelijk de osmotisch werkzame stoffen, door welker voortdurende afzondering in de cellen de geheele groei der ranken veroorzaakt wordt, eveneens hoofdzakelijk, zoo niet uitsluitend, plantenzuren zijn.

Men zal nu reeds inzien, dat wij deze redeneeringen met hetzelfde recht op de geotropische en heliotropische groeikrommingen, ja op de verschijnselen van groei in het algemeen, kunnen toepassen. En wanneer de turgor in groeiende deelen op de zuren berust, zullen deze in den volwassen toestand, zoolang zij voorhanden zijn, nog wel dezelfde rol spelen.

Deze beschouwingen wettigen naar mijne meening het vermoeden, dat onder de osmotisch werkzame stoffen, die in plantencellen den turgor veroorzaken, de plantenzuren de voornaamste rol spelen, en dat de eenzijdige versnelling van den groei door uitwendige

---

1) Om herhalingen te vermijden. versta ik onder plantenzuren zoowel de zure organisch-zure zouten, als de vrije organische zuren.

krachten op een versnelling van het proces van afzondering van deze plantenzuren berust [1])

Ik erken, dat ik aan dit vermoeden waarde hecht, eensdeels om de reeds besproken redenen, maar anderdeels ook, omdat het een licht werpt op de beteekenis van het algemeene voorkomen van organische zuren in de planten, waaromtrent men tot heden toe, afgezien van een oude en reeds geheel weerlegde hypothese, niet de allerminste voorstelling had.

Het is mijn voornemen, de juistheid mijner hypothese zoodra mogelijk aan proeven te toetsen, en te trachten omtrent de beteekenis der organische zuren in het algemeen experimenteele zekerheid te erlangen.

Ten slotte wil ik nog enkele verschijnselen bespreken, welke bij de krommingen van groeiende veelcellige organen werden opgemerkt, en voor welke men tot heden toe te vergeefs naar eene voldoende verklaring gezocht heeft. Van eenige daaronder ligt die verklaring thans voor de hand; voor andere kan ten minste de weg aangegeven worden, langs welken men tot een verklaring geraken kan.

I. *Nawerking van groeikrommingen.*

Sachs plaatste jeugdige takken, nadat zij korten tijd horizontaal gelegen hadden, en aangevangen hadden zich geotropisch opwaarts te krommen, rechtop, of wel zóó, dat het krommingsvlak horizontaal lag. In beide gevallen was de richting van den tak ten opzichte der zwaartekracht veranderd, toch ging de geotropische kromming in het oorspronkelijke krommingsvlak nog een tijd lang voort [2]). Een analoog verschijnsel nam ik bij ranken waar: als deze aangevangen hebben zich om een steunsel te krommen, en men neemt dan het steunsel weg, gaat de beweging toch nog eenigen tijd voort [3]).

De verklaring dezer empirische feiten is zeer eenvoudig. De zwaartekracht en de prikkel versnellen de afzondering van osmotisch werkzame stoffen in de parenchymcellen der convex wordende kant; daardoor trekken deze cellen water aan en vergrooten zich. Maar de toevoer van water geschiedt langzaam, en een tijd lang is de wateraantrekkende kracht, gelijk ook uit onze in-

1) Zie pag. 511.
2) *Flora* 1873, p. 325.
3) Zie pag. 212.

jectieproeven blijkt, onverzadigd. Al houdt dus, na het omleggen der geotropische takken of het wegnemen van het steunsel der ranken, de productie dier stoffen terstond op, toch zullen de cellen nog een tijd lang voortgaan water op te zuigen en zich te vergrooten. De kromming zal dus natuurlijk nog een tijdlang voortduren, na het ophouden van de werking van den prikkel.

2. *Kromming zonder wateropneming.*

Sachs nam waar dat groeiende stengeldeelen, van de volwassen deelen en alle aanhangsels afgesneden, in een vochtige ruimte horizontaal geplaatst, en zóó bevestigd dat ze geen water konden opnemen, zich toch geotropisch opwaarts kromden [1]). Daarbij werd de onderzijde langer, de bovenzijde gewoonlijk korter. Evenzoo vond ik dat stukjes, uit ranken van Sicyos gesneden, na verwijdering van het vocht dat uit de vaatbundels treedt, na prikkeling zich kunnen krommen zonder water op te nemen. (Zie pag. 583).

De verklaring is deze: oorspronkelijk zijn de turgorkrachten der cellen aan alle zijden van den tak of de rank met elkander in evenwicht, geen cel onttrekt aan een andere water. Nu wordt door den prikkel of door de zwaartekracht plotseling de turgorkracht aan eene zijde vergroot, het evenwicht in dus verbroken, en de geprikkelde cellen kunnen water aan de andere cellen onttrekken. De eerste vergrooten zich, de laatste worden kleiner, en het plantendeel moet zich dus krommen.

3. *Verkorting van de concave zijde.*

Sachs toonde aan, dat de knoopen van grassen, als zij zich geotropisch krommen, zich veelal aan de concaaf wordende zijde verkorten, en soms zoo sterk, dat deze zijde diepe plooien vertoont [2]). Bij ranken, die zich om steunsels of epinastisch winden, vond ik dat de concave kant nu eens in lengte toeneemt, dan weer niet verandert, of eindelijk ook korter wordt. Het laatste geschiedt voornamelijk dan, wanneer de totale groeisnelheid der rank tijdens de kromming zeer gering is [3]).

De verkorting der concave zijde is in beide gevallen ten deele

1) *Flora.* 1873, p. 329.
2) *Arb. d. Bot. Instit. in Würzb.* II, 1872, p. 204.
3) Zie pag. 209.

aan waterverlies, ten deele aan een mechanische samendrukking toe te schrijven. Het eerste is een natuurlijk gevolg van de werking van den prikkel, die het oorspronkelijk evenwicht tusschen de turgorkrachten der cellen verbreekt. De toeneming der turgorkracht in de cellen der eene zijde, bij onvoldoenden toevoer van water, maakt dat deze cellen water aan de overige onttrekken; deze verliezen hierdoor aan volumen, en de elastisch gespannen celwanden contraheeren zich [1]).

Of een mechanische samendrukking der concave zijde zal plaats vinden, hangt natuurlijk van de relatieve plaats der uitzettende en der passief gerekte weefsels, en van de grootte der ontwikkelde krachten af; daaromtrent ontbreken echter nog de noodige onderzoekingen.

De verkorting der concave zijde is slechts een bizonder geval van den algemeenen regel, dat de concave zijde bij de daarop onderzochte groeikrommingen langzamer groeit dan zij gegroeid zou zijn, als het orgaan recht gebleven ware. Bij ranken, stengels, en evenzoo bij wortels [2]), geldt deze regel, zoover men weet, zonder uitzondering. Het is duidelijk, dat hier dezelfde verklaring geldt en dat de oorzaak der verkorting in waterverlies te zoeken is, veroorzaakt door de toeneming van de turgorkracht in de cellen der convex wordende zijde. Of bij groeikrommingen de totale groeisnelheid anders zal zijn dan bij rechtblijvende organen, hangt ten deele van den toevoer van water, ten deele van den weêrstand der passief gerekte weefsels af.

4. *Onafhankelijkheid van de krommingen van ranken van de dikte van het steunsel.*

De meeste ranken kunnen zich om de allerdunste steunsels krommen, en vormen dan uiterst enge windingen. Krommen zij zich om dikkere steunsels, dan leggen zij zich niet eenvoudig aan deze aan, maar trachten zich nog sterker te krommen. Is het steunsel een blad, of een papieren cylinder, dan wordt het door de rank feitelijk samengedrukt. Is het harder, dan ziet men niet zelden, vooral bij zeer dikke steunsels, de rank zich zijdelings buigen en daardoor een zigzaglijn vormen. In één woord, het verschil in groei tusschen boven- en onderzijde hangt geenszins van de dikte van het steunsel, maar van inwendige oorzaken af [3]). Dit is

1) Vergelijk SACHS, *Lehrbuch d. Botanik* 4 Ed. p. 841, 842.
2) Sachs. *Arbeiten d. Bot. Inst. in Würzb.* III, p. 471.
3) Zie pag. 214.

trouwens te verwachten, na hetgeen wij thans omtrent de werking van den prikkel weten. De sterkte der kromming kan afhangen van den duur der aanraking met het steunsel, maar geenszins van zijn vorm. De aanraking van een gegeven punt der oppervlakte der rank met het steunsel is onafhankelijk van de dikte van het steunsel, en alleen deze aanraking bepaalt de mate, waarin de groei versneld wordt.

5. *Potentieele kromming.*

Plaatst men groeiende stengels horizontaal, en bevestigt men ze zoodanig, dat zij zich volstrekt niet krommen kunnen, en laat ze dan na verloop van eenige uren los, zoo krommen zij zich plotseling zeer sterk; daarbij wordt de onderzijde convex. Men kan dit bijvoorbeeld daardoor bereiken, dat men ze met gebogen spelden op kurkplaten bevestigt. Legt men rechte ranken van Sicyos met haar onderzijde op een glasplaat, en bedekt haar dan eveneens met een glasplaat, dan zal zij, als na eenigen tijd de glasplaten weggenomen worden, zich plotseling sterk krommen.

In beide gevallen hebben dus de plantendeelen het vermogen om zich te krommen erlangd onder omstandigheden, waaronder zij de kromming zelve niet konden uitvoeren. Dit is trouwens natuurlijk. In de cellen der later convex wordende zijde is, ten gevolge van den prikkel (zwaartekracht, aanraking met een vast lichaam), de turgorkracht toegenomen, de cellen hebben langzamerhand water opgenomen en, daar ze zich niet in de lengte konden uitzetten, hare celwanden in andere richtingen uitgezet en gespannen. Verdwijnt de hinderpaal, dan zullen zij plotseling dien vorm aannemen, die met de rekbaarheid en elasticiteit der celwanden overeenkomt. Dit feit wijst ons tegelijkertijd op de merkwaardig geringe rekbaarheid en groote elasticiteit, die de celwanden van het parenchym van groeiende plantendeelen in de dwarsrichting moeten bezitten, om een samendrukking door de passief gerekte weefsels te beletten.

Bindt men halmstukken van grassen, die een jongen knoop in hun midden bevatten, zóó horizontaal, dat buiging niet mogelijk is, en maakt men ze na eenigen tijd los, zoo neemt de knoop terstond een zwakke buiging aan. Duurt de proef langer, zoo plooit zich de bladscheede in den knoop aan de onderzijde; dit kan somwijlen zoo sterk geschieden dat de knoop barst. Wij zien dus ook hier, dat verlenging en kromming een gevolg zijn van spanningen,

die zich onder de gegeven ongunstige omstandigheden, tot een aanzienlijk bedrag kunnen ophoopen.

6. *Teruggaan na tijdelijke prikkeling.*

Asa Gray en Darwin [1]) beschreven het feit, dat ranken, na tengevolge van eenigen prikkel een kromming gemaakt te hebben, zich weer volkomen kunnen strekken als de prikkel heeft opgehouden te werken. Deze teruggaande beweging is steeds langzaam, ook bij ranken van Sicyos, die zich na wrijven der onderzijde in weinige minuten zeer sterk gekromd hebben. Dit feit vindt waarschijnlijk zijn verklaring daarin, dat op de snelle afzondering van osmotisch werkzame stoffen een tijd volgt, waarin dit proces langzamer verloopt dan gewoonlijk. Het is alsof het materiaal voor deze productie tijdelijk grootendeels verbruikt werd, en het aanvoeren van nieuw materiaal slechts langzaam geschiedt. Zulk een periode van vertraging hebben wij bij onze injectie-proeven meermalen aangetroffen. Terwijl dus de groei van het parenchym der bovenzijde in deze vertragingsperiode verkeert, gaat de groei aan de onderzijde ongestoord voort; het gevolg zal zijn, dat na eenigen tijd beiden weer even lang worden.

Ik erken, dat deze verklaring nog geenszins alle bezwaren oplost, maar hiertoe is een nauwkeuriger studie van het proces van teruggaan noodig. Zulk een studie zal wellicht voor de aangenomen periode van vertraging rechtstreeksche bewijzen kunnen brengen, en zoodoende een uitgangspunt voor belangrijke onderzoekingen over de mechanica der groeikrommingen worden.

7. *Kromming van gespleten organen.*

Sachs toonde aan, dat als axiel gespleten worteltoppen met de snijvlakte horizontaal geplaatst worden, beide helften zich geotropisch afwaarts krommen, en dat daarbij de bovenzijde sterker groeit dan de onderzijde [2]). Daar de turgorkracht in de bovenzijde door de zwaartekracht is toegenomen, is dit verschil in groeisnelheid zeer natuurlijk.

De geotropische kromming der onderzijde leert, dat de werking van den prikkel zich niet tot de bovenste helft beperkt, maar ook

1) Climbing plants p. 130.
2) *Arb. Würzb.* III p. 471.

nog tot onder het middenvlak uitstrekt. Hetzelfde leert het feit, dat, van gespleten stengels en grasknoopen, beide helften zich geotropisch kunnen krommen 1). Splijt men grasknoopen overlangs in vier gelijke deelen, en plaatst men ze horizontaal, zóó dat een deel boven, één onder, en twee zijdelings liggen, dan krommen zij zich alle vier geotropisch omhoog. Sachs isoleerde uit groeiende stengels middenlamellen, die in het midden uit het merg, beiderzijds uit schorsweefsel en opperhuid bestonden. Plaatste hij zulk een middenlamel horizontaal, met de wondvlakten vertikaal, dus op den smallen kant liggend, dan kromde zij zich geotropisch omhoog, legde hij haar op den breeden kant horizontaal, dan ondervond zij meestal geen werking der zwaartekracht. Geïsoleerde mergprismen zijn niet geotropisch.

Deze waarnemingen, hoe belangrijk ook, zijn nog niet volledig genoeg om een voldoende verklaring toe te laten. Maar zij banen den weg, langs welken men tot de kennis van twee zaken zal kunnen geraken: ten eerste de kennis van de verspreiding van de werking van den prikkel op de dwarsdoorsnede.

Bij de beschrijving van mijne proeven met ranken, heb ik steeds eenvoudigheidshalve het parenchym in zijn geheel beschouwd als de plaats waar de turgorkrachten, die de bewegingen veroorzaakten, werden ontwikkeld. Ik heb het in het midden gelaten, of in alle cellen daarbij de turgorkracht even sterk toenam, dan wel of in dit opzicht eene differentieering bestond (zie p. 583); het laatste is niet onwaarschijnlijk, doch mijne proeven leeren hieromtrent niets, en voor de getrokken conclusiën was het niet noodig dit te weten. Bij de overige bewegingen heb ik steeds gesproken van een toeneming der turgorkracht aan de convex wordende zijde. Ik acht deze uitdrukking, om der wille van de eenvoudigheid, geoorloofd, niettegenstaande de werking der prikkels zich zoowel boven als onder het middenvlak doet gelden. Maar hoever deze werking zich doet gelden, kan natuurlijk alleen door het onderzoek van geïsoleerde deelen uitgemaakt worden.

Ten tweede kunnen de bedoelde proeven leiden tot de oplossing van een veel belangrijker vraag. Volgens de in het begin van dit hoofdstuk uiteengezette resultaten van mijn onderzoek toch, vergrooten de prikkels de turgorkracht in bepaalde groepen van cellen. Een kromming kan daardoor alleen tot stand komen, als deze cellen met andere, die zich minder sterk trachten uit te zet-

1) Sachs, *Lehrbuch d. Botan.*, 4e Ed., p. 822.

ten, in verbinding zijn. Veronderstellen wij nu, dat het mogelijk ware, alle ongelijksoortige weefsels van elkander te isoleeren, en in dien toestand hun groei te onderzoeken. Zal dan de zwaartekracht nog als prikkel op het parenchym werken, of is de vereeniging met andere weefsels daartoe noodzakelijk? M. a. w.: Werkt de zwaartekracht als prikkel op elke afzonderlijke cel, of is daartoe de superpositie van meerdere, wellicht van verschillende cellen noodig? Hoe hangt, in het laatste geval, de werking van den prikkel van den aard der superpositie af?

Mocht het gelukken op deze vragen een experimenteel antwoord te vinden, dan is wellicht de weg gebaand, om op het verschil tusschen positief en negatief geotropische organen licht te werpen.

8. *Verschil tusschen groeikrommingen van één- en veelcellige organen.*

Bij de geotropische en heliotropische gewegingen van Vaucheria, Mucor, wortelharen van Marchantia e. a. eencellige organen, kan de oorzaak, volgens de heldere uiteenzetting van Sachs [1]), niet op een verandering van den turgor berusten, zij moet in een verandering van den groei (of de rekbaarheid) van den celwand haar oorzaak hebben. Bij de bewegingen der groeiende deelen van hoogere planten, met name van de vaatplanten, komt de differentieering in actieve en passief gespannen weefsels als een belangrijke factor op den voorgrond. Onder de laatsten spelen vooral het collenchym en het xyleem der vaatbundels een voorname rol; beiden munten door de zeer geringe energie van hunne levensprocessen uit. Om den weêrstand dezer deelen bij groeikrommingen te overwinnen, is een zeer aanzienlijke kracht noodig, en deze kracht wordt door de toeneming van de turgorkracht van het parenchymweefsel geleverd.

Bij de groeikrommingen van veelcellige organen werken de prikkels direct op het proces van afzondering van osmotisch werkzame stoffen in bepaalde cellen; alle overige verschijnselen laten zich hieruit, aan de hand van de theorie van Sachs over den groei, afleiden.

1) *Lehrbuch d. Botanik,* 4e Ed. p. 813.

(*Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, 2e Reeks, Deel* XV).